А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

8

АВГУСТ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова*, *М. А. Горилас* и *Ф. Я. Петрова*

Сдано в набор 30.06.78. Подписано к печати 21.07.78. М-20517. Формат бумаги 70×108 1/16
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9 1/2 + 4 вкл. (1/2 печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.20. Тираж 2702. Тип. зак. 378.
Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 582 : 001.4 : 561 : 582.532

П. И. Дорофеев

К СИСТЕМАТИКЕ НЕОГЕНОВЫХ *CAULINIA* WILLD.

P. I. DOROFEEV. ON THE TAXONOMY OF THE NEOGENE *CAULINIA* WILLD.

Семена из миоцена и плиоцена территории СССР исследованы морфологически и анатомически. Описано 12 видов, из них 2 новых. Рассмотрены все известные в СССР ископаемые виды *Caulinia* (21 вид). На основании морфологии семян и анатомии их кожуры ископаемые виды разбиты на 11 групп. Прослежены изменения морфологии семян и анатомических структур в течение неогена и плейстоцена. Высказаны общие соображения о развитии рода в целом.

Семена ископаемых наяд рода *Caulinia* известны из миоцена, плиоцена и плейстоцена. Как и в большей части современных флор, они приводились под общим названием *Najas*, в действительности объединяющим два рода: *Najas* L. и *Caulinia* Willd. Роды эти хорошо различаются морфологически и анатомически. И в геологической истории, начиная с миоцена, они развивались независимо. Хорошо морфологически и анатомически обособленный род *Caulinia* несправедливо забыт, но систематики восстановили его (Цвелев, 1976), поэтому и мы перевели все ископаемые виды, ранее описанные как *Najas*, в род *Caulinia*. К настоящему времени с территории СССР известен 21 вымерший вид *Caulinia*: 3 — из миоцена, 10 — из плиоцена и 8 — из плейстоцена. Кроме того, из плейстоцена приводятся современные виды: *C. minor* (All.) Coss. et Germ., *C. flexilis* Willd. и *C. tenuissima* (A. Br. ex Magn.) Tzvel. (всего 24 вида). В более ранней работе (Дорофеев, 1973) были рассмотрены главным образом плейстоценовые виды. В настоящей работе рассматриваются 12 видов из неогена. Новые описания комбинаций этих видов даны в настоящей работе, а для видов, ранее описанных как *Najas*, приведены только сами новые комбинации.

1. ***Caulinia bogoljubovii* Sukacz. sp. nov.** (=*Najas bogoljubovii* Sukacz. 1958, Бот. ж., 43,2 : 239, рис. 1, *1—4*, designat. typi omissa; Дорофеев 1973, Бот. ж., 58,3 : 390, табл. 1, *1—3*, рис. 1, *6*, designat. typi omissa).

Голотип: Дорофеев 1973, табл. 1, *3*. Тип вида из миндель-рисса г. Чекалина (б. г. Лихвин) Тульской обл.

2. ***Caulinia oxysperma* (Dorof.) Dorof. comb. nov.** (=*Najas oxysperma* Dorof. 1973, Бот. ж, 58,3 : 390, табл. 2, *14—17*, рис. 1, *4*, *5*). Тип вида из плиоцена г. Грязи Липецкой обл.

3. ***Caulinia goretskyi* (Dorof.) Dorof. comb. nov.** (=*Najas goretskyi* Dorof. 1973, Бот. ж., 58,3 : 391, табл. 1, *7—11*, рис. 1, *10*). Тип вида из миндель-рисса Принеманского Гродненской обл.

4. ***Caulinia leonidii* (Dorof.) Dorof. comb. nov.** (=*Najas leonidii* Dorof. 1973, Бот. ж., 58, 3 : 392, табл. 1, *12—16*, рис. 2, *1*). Тип вида из рисс-вюрма Самострельник Гродненской обл.

5. ***Caulinia nemenensis* (Dorof.) Dorof. comb. nov.** (=*Najas nemenensis* Dorof. 1973, Бот. ж., 58, 3 : 393, табл. 2, *5—8*, рис. 2, *2*). Тип вида из рисс-вюрма Самострельник Гродненской обл.

6. ***Caulinia pseudoflexilis*** **(Dorof.) Dorof. comb. nov.** (= *Najas pseudoflexilis* Dorof. 1973: Бот. ж., 58, 3 : 393, табл. 2, *9—13*, рис. 2, *3*). Тип вида из рисс-вюрма Самострельник Гродненской обл.

7. ***Caulinia macrosperma*** **(Wieliczk.) Wieliczk. comb. nov.** (= *Najas macrosperma* Wieliczk. 1973, Антропоген. фл. Белоруссии: 154, табл. 17, *13—16*, табл. 18, *3*, *4*). Тип вида из раннечетвертичных отложений Обухово Витебской обл.

8. ***Caulinia lithuanica*** **Rišk. sp. nov.** (= *Najas lithuanica* Rišk. 1974, Вопр. изуч. четверт. отл. Литвы:119, рис. 1, *1—9*, designat. typi omissa).

Голотип: Ришкене 1974, рис. 1, *4*. Тип вида из раннечетвертичных отложений Буйвиджяй в Литве.

9. ***Caulinia borysthenica*** **Krutous sp. nov.** (= *Najas borysthenica* Krutous 1976, Нов. виды ископ. животных и растений Белоруссии: 193, табл. 1, *1—5*, designat. typi omissa).

Голотип: Крутоус, 1976: табл. 1, *1*. Тип вида из раннечетвертичных отложений Старые Стайки Могилевской обл.

Вымершие виды *Caulinia*, известные с территории СССР, разбиваются на 11 групп. В предлагаемом ключе для определения их номера даны арабскими цифрами.

I. Эпидерма (на срезе) однорядная

A. Поверхность семян ячеистая.

а) Ячейки изодиаметричные

1. Ячейки наиболее крупные, 4-угольные
   C. pliocenica
2. Ячейки несколько мельче, 4—6-угольные
   C. irtyshensis
   C. reticulata
   C. maeotica
3. Ячейки мелкие, 4—6-угольные
   C. bashkirica
   C. rossica

б) Ячейки продолговатые

4. Длина ячеек в 1.5—2 раза больше ширины, кожура толстая
   C. lanceolata
   C. lanceolataeformis
   C. scrobiculata
   C. sukaczevii
5. Длина ячеек в 2—4 раза больше ширины, кожура тонкая
   C. oxysperma
6. Ячейки короткие, но очень широкие, кожура тонкая
   C. minor

B. Поверхность семян без ячеек, клетки продолговатые, 4—6-угольные, клетки эпидермы (на срезе) близкие к квадратным.

7. *C. aspera*

II. Эпидерма (на срезе) двурядная

A. Поверхность семян без ячеек:

а) Клетки продолговатые, 4-угольные, реже 5-угольные

8. *C. palaeotenuissima*
   C. macrosperma
   C. tenuissima

б) Клетки более короткие, 4—6-угольные, клетки обоих рядов эпидермы почти и совсем равные, 5-угольные.

9. *C. bogoljubovii*
   C. borysthenica
   C. goretskyi
   C. leonidii

в) Клетки еще более короткие, 4—6-угольные, клетки нижнего слоя эпидермы значительно мельче, чем в верхнем.

10. *C. nemenensis*
C. pseudoflexilis
C. flexilis

В. Поверхность ячеистая, ячейки округло-многоугольные, эпидерма (на срезе) двурядная, на отдельных участках однорядная, с кутикулой

11. *C. lithuanica*

У видов первой группы связи в основном тропические. Из видов флоры СССР к этой группе близка дальневосточная *C. foveolata* (A. Br. ex Magn.) Nakai.

Вторая группа также связана в основном с тропическими видами. Из видов флоры СССР к ней близка *C. graminea* (Delile) Tzvel.

Связи третьей группы неясные, скорее тропическо-субтропические. Хорошие коллекции видов этой группы происходят из плиоцена, но единичные семена такого же типа известны из нижнего и среднего миоцена Европы и Сибири, поэтому группа в целом архаичная и древняя. Во флоре СССР видов с семенами такого типа нет.

Так же неясны связи четвертой группы видов. Внешне их семена напоминают семена современной *C. tenuissima*, но резко от них отличаются ячеистой поверхностью и однорядной эпидермой.

В пятой и шестой группах по одному виду. *C. oxysperma* (пятая группа) резко отличается от всех известных современных и ископаемых видов узкими с острыми концами семенами, сильно удлиненными ячейками поверхности и однорядной, очень тонкой эпидермой с редко расставленными, мелкими клетками треугольной формы (см. Дорофеев, 1973, рис. 1, *4*, *5*). У *C. minor* (шестая группа), вида молодого (верхний плиоцен, плейстоцен), эпидерма в общем довольно близкая, но узкие, поперечного направления ячейки поверхности резко отличают этот вид от всех других.

К седьмой группе относится один вид *C. aspera*. Он резко выделяется среди видов от первой до шестой групп благодаря гладкой, без ячеек поверхности семян, но близок к ним по однорядной эпидерме, хотя клетки ее особые, прямоугольно-квадратные. Отсутствие ячеек на поверхности семян сближает этот вид с видами восьмой-десятой групп, но у всех этих видов эпидерма двурядная. Во флоре СССР видов такого типа нет.

Вымершие виды восьмой группы внешне и анатомически близки к современной *C. tenuissima*.

Виды девятой группы — раннечетвертичные, интересные тем, что во внешней морфологии их семян много черт от современной *C. flexilis*, анатомически же они более близки к видам восьмой группы.

Виды десятой группы близки к современной *C. flexilis*.

В одиннадцатой группе только один раннечетвертичный вид — *C. lithuanica*. Внешне семена этого вида с ячеистой поверхностью довольно сходны с семенами видов второй группы. Спермодерма же двурядная, в общем типе близкая к таковой девятой и десятой групп. Но нередко верхний ряд эпидермы образован слабо развитыми клетками с тонкими вторичными оболочками, а на отдельных участках срезов можно наблюдать только один ряд клеток, причем с кутикулой.

Определить ранг выделенных групп пока еще трудно. Но по совокупности морфологических и анатомических признаков группы хорошо обособлены и, очевидно, они естественные. Обилие групп не удивительно. Даже в современной флоре СССР сохранилось 5 видов из 5 групп. Неогеновая же флора была намного богаче современной. К тому же она недостаточно изучена, поэтому разнообразие форм рода *Caulinia* в прошлом еще не полностью выявлено. Представители наиболее архаичных групп к настоящему времени сохранились в убежищах теплоумеренной, субтропической и тропической флор. В нашем Гербарии они почти отсутствуют, и знаем мы о них немного, особенно о семенах (Rendle, 1901). Но какая-то часть форм в убежищах отсутствует и, по-видимому, совершенно исчезла. Геологически род *Caulinia* сравнительно молодой, известный с миоцена, но быстро изменявшийся. Какие-то признаки древних

видов сохранялись в мало измененной форме у молодых видов, но возникли и новые признаки, поэтому видовой состав рода все время обновлялся. Даже в плейстоцене он был другим по сравнению с современным.

Как и многие совершенно исчезнувшие и ныне живущие группы растений, наяды появились внезапно (в начале миоцена) вполне оформленными (сразу несколько групп в древнейших находках) и достаточно широко распространились (в Европе и Западной Сибири). Об исходных формах, точном времени и месте их возникновения мы не знаем. Фактическая же история рода *Caulinia* воспроизводится следующим образом. В наиболее древних отложениях встречаются лишь представители первых трех групп. Семена их с ячеистой поверхностью, ячейки изодиаметричные, крупные и мелкие, эпидерма однорядная. Производными этих групп являются виды четвертой группы. Они сохранили однорядную эпидерму и ячеистую поверхность, но ячейки стали продолговатыми. Переход на этом рубеже сравнительно спокойный, так как еще у древних видов, например у *C. irtyshensis*, редко встречаются слегка вытянутые ячейки; очевидно, в дальнейшем этот признак лишь развивался. Более резкий скачок был при переходе от видов четвертой группы к видам восьмой группы. У производных исчезли ячейки, поверхность стала ровной, а эпидерма — двурядной. Но у тех и других сходна общая форма семян, а форма ячеек древних сходна с формой клеток поверхности молодых. Не случайно с семенами этих в действительности резко различающихся групп (с дву- или однорядной эпидермой) имела место наибольшая путаница в практике палеокарпологов.

Происхождение двурядной эпидермы, возможно, шло двумя путями. Еще у древних видов в однорядной эпидерме клетки разной высоты, обычно более высокие и более крупные, имеют округлую или обращенно-треугольную форму и, нависая над более мелкими клетками, фактически уже образуют зачаточный верхний ряд. Впоследствии этот ряд выравнивается, а его клетки приобретают характерную 5-угольную форму. Разновысотные клетки однорядной эпидермы создавали неровную (ячеистую) поверхность на семенах древних видов. Выравнивание поверхности семян молодых видов обусловлено появлением верхнего ряда в их эпидерме. Верхний ряд эпидермы молодых видов возник за счет ликвидации ячеек на поверхности семян древних видов. Возможно и простое наращивание клеток верхнего ряда на нижний. В какой-то мере это подтверждается наблюдением за спермодермой *C. lithuanica*, у которой над клетками нижнего ряда эпидермы местами имеется кутикула (совсем не свойственная видам с двурядной эпидермой) даже на участках с верхним рядом. Клетки последнего несоразмерно с нижними крупны, стенки их слабо утолщены и в целом явно недоразвиты, отчего верхний ряд легко разрушается.

Более прост переход от видов восьмой группы к видам девятой. Различие между ними лишь в форме клеток поверхности семян. Развитие шло от продолговатых, параллельно-крайных клеток к клеткам более коротким, многоугольным. От видов девятой группы уже в четвертичное время отошла десятая группа, близкая к современной *C. flexilis*. Процесс деградации нижнего ряда эпидермы при переходе от видов девятой группы к видам десятой был показан в более ранней работе о наядах (Дорофеев, 1973). Однорядная эпидерма древних видов (от первой до четвертой групп) существенно отличается от почти и совсем однорядной эпидермы видов молодых (десятая группа). У древних — это единственный (первичный) ряд эпидермы. У молодых нижний ряд обычно редуцирован, иногда почти отсутствует, а функцию эпидермы выполняет позднее возникший верхний (вторичный) ряд. Этим же явлением объясняются заметное различие общей формы их клеток и особое строение вторичных оболочек.

Рассмотренные группы развивались последовательно и более или менее прямолинейно: от исходных первой, второй и третьей групп к видам

четвертой, затем к видам восьмой, девятой и десятой групп, конечно со многими промежуточными группами, пока не выявленными.

Несколько обособленно стоят представители пятой, шестой и седьмой групп, по одному виду в каждой. Это *C. oxysperma*, *C. minor* и *C. aspera*. Скорее это боковые ветви, каким-то образом связанные с видами главной ветви. Первый и второй виды внешне различаются резко: у первого ячейки удлиненные, продольные, у второго — удлиненные, но поперечные. Эпидерма их близка. *C. oxysperma* по форме ячеек близка к видам четвертой группы и, очевидно, отошла от них. *C. minor*, возможно, отошла от видов типа *C. pliocenica*. Ячейки поверхности у последней в типе крупные, квадратные, но на редко встречающихся участках можно встретить ячейки широкие и короткие, несколько напоминающие ячейки *C. minor*. На нетипичных участках срезов эпидермы *C. pliocenica* встречаются и мелкие треугольные клетки, чередующиеся с совсем низкими, недоразвитыми клетками, что отдаленно роднит этот вид с *C. minor* и *C. oxysperma*. Своеобразие *C. aspera* — в сочетании однорядной эпидермы с ровной, без ячеек, поверхностью. Этот вид соединяет две основные группы видов рода (в ключе они обозначены I и II), но истинное место его в системе пока определить трудно. Так же неясно и положение *C. lithuanica*, семена которой внешне напоминают семена видов второй группы, а преимущественно двурядная эпидерма роднит этот вид с более молодыми видами восьмой и девятой групп.

Caulinia irtyshensis Dorof. sp. nov.

Рис. 1, *7—11* (см. вклейку); рис. 2, *4*, *5*

1963. *Najas irtyshensis* Dorof., Трет. фл. Зап. Сибири: 106, табл. 9, фиг. *32—34*, designat. typi omissa.

Голотип: Омская обл., Чернолучье, миоцен, БИН № 520-43, рис. 1, *10*.

Семена 1.9—2.6×0.6—0.8 мм, довольно широкие, толстые. Верхушка тупая. Основание иногда обособлено в виде ножки. Поверхность с сизоватым налетом, светлая, ячейки крупные, 4—6-угольные, глубокие, в 12—15 продольных рядах. Спермодерма мощная, с кутикулой, местами двойной (рис. 2, *4*), эпидерма однорядная, клетки прямоугольные, разной ширины и высоты, реже полукруглые и округлые, стенки утолщены сильно.

Очень своеобразный вид, широко распространенный в отложениях миоцена (бещеульская свита) Иртыша в Омской обл.

Caulinia reticulata Dorof. sp. nov.

Рис. 1, *13—17*

1963. *Najas reticulata* Dorof., Трет. фл. Зап. Сибири: 107, табл. 9, фиг. *29—31*, designat. typi omissa.

Голотип: Омская обл., Чернолучье, верхний миоцен, БИН № 520-42, рис. 1, *15*.

Семена 1.95—2.5×0.55—0.75 мм, продолговатые, тонкие. Верхушка острая. Поверхность темно-коричневая до бурой, блестящая, без налета, ячейки бо́льшие, округло-многоугольные или продолговатые, неглубокие, в 14—17 продольных рядах на одной стороне. Спермодерма маломощная, без кутикулы, эпидерма однорядная, клетки разной высоты, прямоугольные и квадратные, не очень правильные, стенки утолщены слабо.

Семена этого вида очень близки к семенам *C. irtyshensis*, но несколько мельче, у́же и тоньше, с островатой верхушкой, без сизоватого налета на поверхности, ячейки менее четкие, более мелкие, менее правильные, иногда вытянутые, число рядов на одной стороне несколько больше. Возможно, это один вид, но встречаются они вместе и порознь.

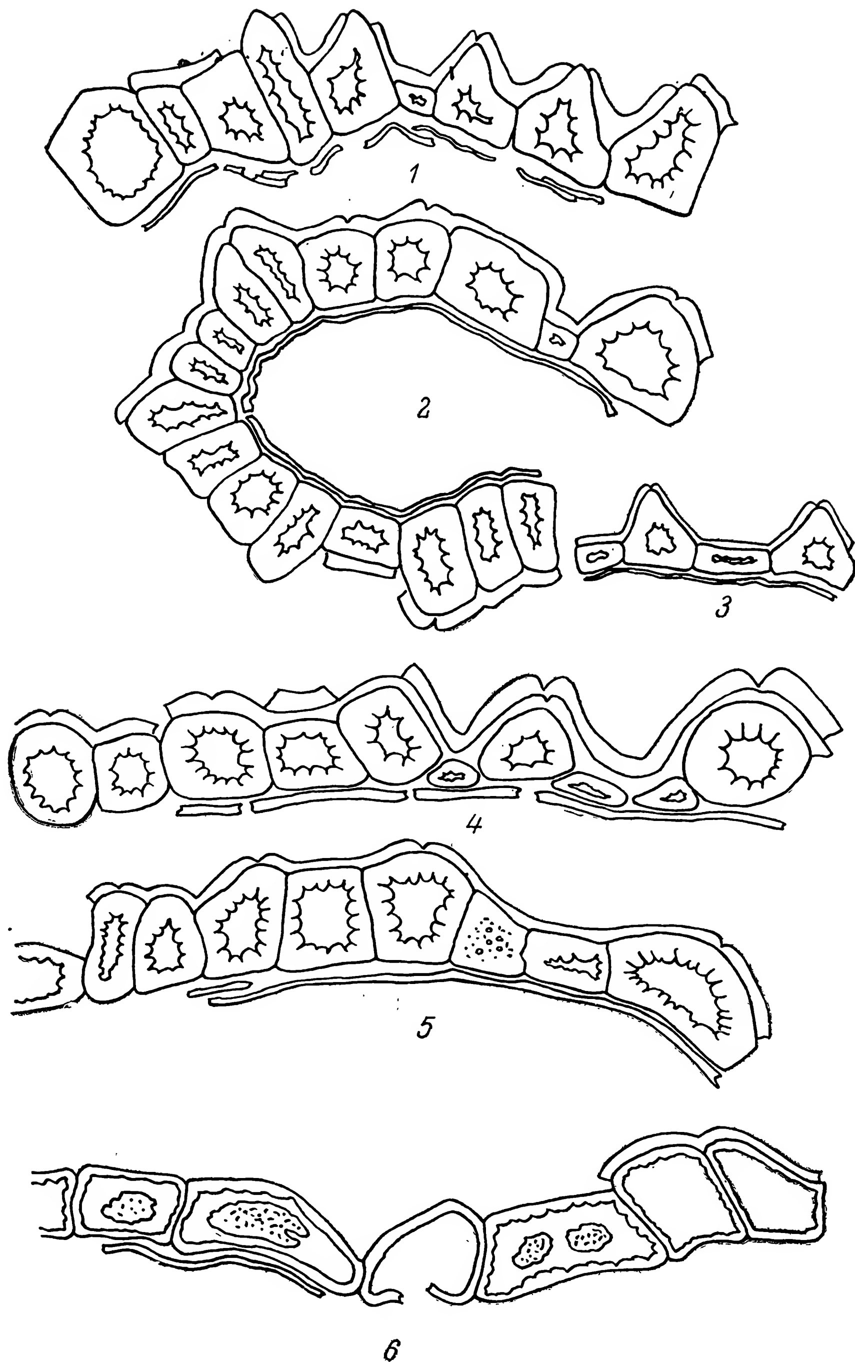


Рис. 2. Спермодерма *Caulinia*, × 280.

1—3 — *C. pliocenica* Dorof., Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен; *4*, *5* — *C. irtyshensis* Dorof., Омская обл., Чернолучье, миоцен; *6* — *C. rossica* Dorof., Липецкая обл., Волово, скв. 209, гл. 37—39, плиоцен.

Caulinia maeotica (Dorof.) Dorof. comb. nov.

Рис. 1, *12*

1969. *Najas maeotica*, Dorof., Дорофеев, Декілька однодольних із неогенов. флори України: 7, рис. 1, *17*.

Голотип: Одесса, Большой Фонтан, мэотис, БИН № 432-11, табл. I, фиг. *12*.

Семя 1.6×0.5 мм, продолговатое, толстое. Верхушка тупая. Поверхность коричневато-черная, ячейки крупные, 4—6-угольные, местами слегка вытянутые вдоль. Кожура толстая.

Вид, довольно близкий к западносибирскому *C. reticulata*, но отличается более мелкими семенами и более толстой кожурой. Сходные семена редко встречаются в миоцене низовий Дона.

Caulinia pliocenica Dorof. sp. nov.

Рис. 1, *1—6*; рис. 2, *1—3*

1966. *Najas pliocenica* Dorof., Плиоценов. фл. Матанова Сада: 53, табл. 2, фиг. *8—14*, designat. typi omissa.

Голотип: Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен, БИН № 453-61, рис. 1, *3*.

Семена 2.1—2.4×0.5—0.7 мм, довольно широкие, умеренно толстые. Верхушка короткозаостренная или тупая. Поверхность с голубоватым налетом, ячейки крупные, глубокие, прямоугольные, вытянутые в ширину и квадратные, в четких (9—13) продольных рядах. Спермодерма мощная, с кутикулой, эпидерма однорядная, клетки прямоугольные, узкие и широкие, разной высоты, нередко треугольные и полукруглые, стенки утолщены сильно.

Очень своеобразный вид, резко отличающийся от внешне сходных крупными ячейками на поверхности с четко прямыми углами. Из современных видов флоры СССР к нему близка *C. foveolata* (A. Br. ex Magn.) Nakai. В типовой коллекции вид представлен массой семян. Единичные семена встречаются в плиоцене Татарии, Башкирии, Белоруссии, Воронежской, Липецкой и Рязанской областей.

Caulinia rossica Dorof. sp. nov.

Рис. 3, *1—7* (см. вклейку); рис. 2, *6*

Голотип: Липецкая обл., Волово, скв. 209, гл. 37—39, плиоцен, БИН № 487-1, рис. 3, *2*.

Семена 2.65—3.05×0.6—0.85 мм, продолговатые, толстые. Верхушка короткозаостренная, резко отогнутая в сторону. Поверхность коричневая до бурой. Ячейки небольшие, округло-многоугольные и квадратные. Спермодерма умеренной мощности, с кутикулой, эпидерма однорядная, клетки крупные, прямоугольные и квадратные, редко полукруглые, разной ширины и высоты, стенки утолщены умеренно.

Семена этого вида несколько напоминают семена *C. rossica*, но короче, шире, с резко отогнутой верхушкой, с более глубокими ячейками. Различается и их спермодерма. У описываемого вида клетки эпидермы крупнее, стенки утолщены слабее. В типовой коллекции много семян. Единичные семена этого вида встречаются в плиоцене Воронежской, Тамбовской и Рязанской областей.

Caulinia bashkirica Dorof. sp. nov.

Рис. 3, *8—12*; рис. 4, *9—11*

1965. *Najas bashkirica* Dorof., Нов. данные о плиоценов. фл. Башкирии: 202, табл. I, фиг. *14—16*; рис. 4, *7*, designat. typi omissa.

Голотип: Башкирия, Урман, скв. 53, гл. 92—97. 3, плиоцен, БИН № 589-1, рис. 3, *11*.

Семена 3.4—4.05×0.6—0.9 мм, длинные, узкие, тонкие, слегка согнутые. Верхушка суженная, оттянутая, отогнутая. Поверхность коричневая, светлая, ячейки небольшие, 4—6-угольные, изодиаметричные.

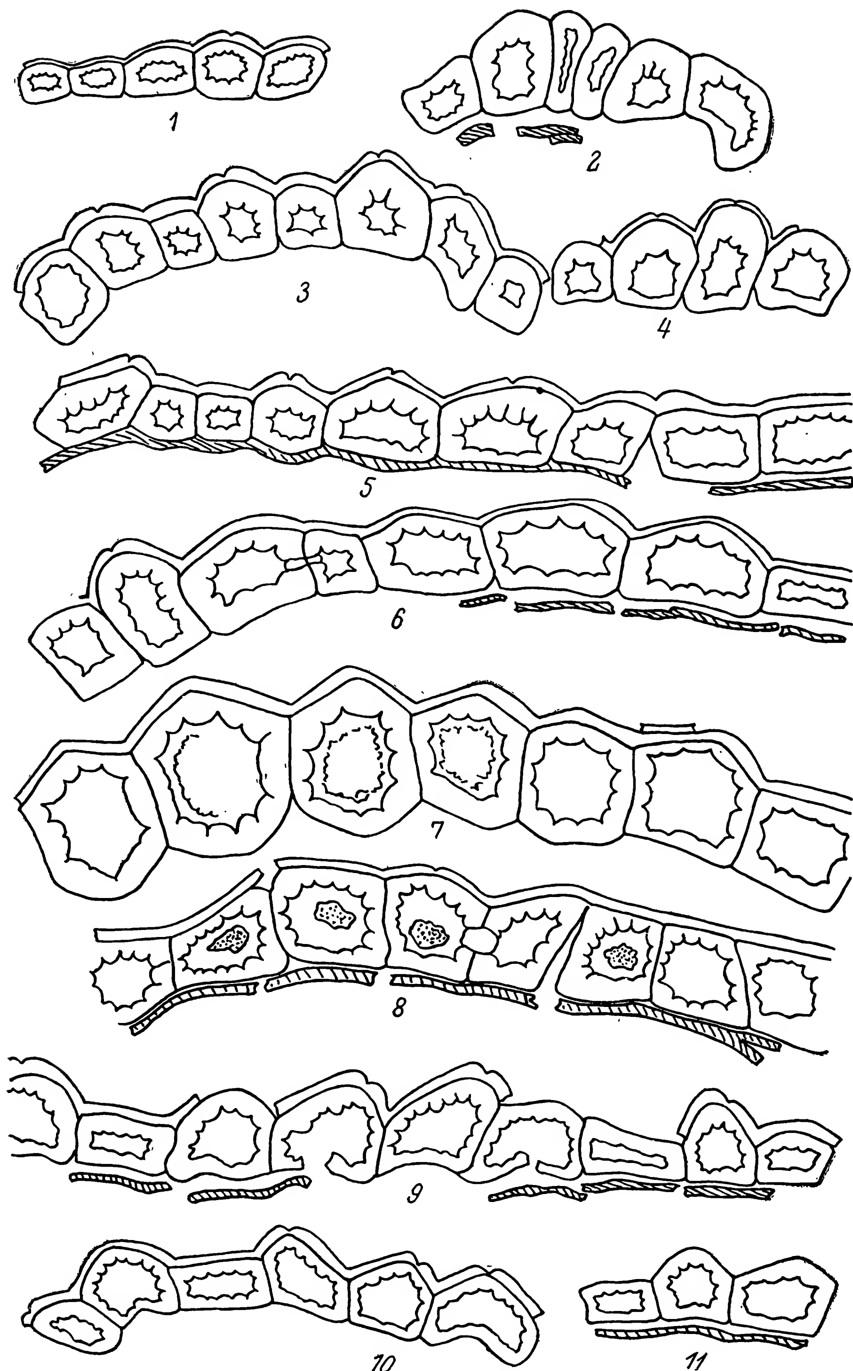


Рис. 4. Спермодерма *Caulinia*, × 280.

1 — *C. sukaczevii* Dorof.; *2—4* — *C. lanceolata* (C. et E. Reid) Dorof.; *5, 6* — *C. lanceolataeformis* Dorof.; *7, 8* — *C. scrobiculata* Dorof.; *9—11* — *C. bashkirica* Dorof.; *1—4* — Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен; *5, 6, 9—11* — Башкирия, Урман, скв. 53, гл. 92—97.3, плиоцен; *7, 8* — Гомельская обл., Холмеч, плиоцен.

Спермодерма маломощная, с кутикулой, эпидерма однорядная, клетки 4—5-угольные и полукруглые, разной высоты, стенки утолщены сильно.

Семена этого вида резко выделяются наибольшей длиной, небольшой шириной и небольшими изодиаметричными ячейками.

Caulinia sukaczevii Dorof. sp. nov.

Рис. 5, *1—10* (см. вклейку); рис. 4, *1*

1966. *Najas sukaczevii* Dorof., Плиоценов. фл. Матанова Сада: 52, табл. 2, фиг. *5—7*; рис. 10, *2*, *3*, designat. typi omissa.

Голотип: Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен, БИН № 453-62, рис. 5, *8*.

Семена 1.35—1.6×0.35—0.5 мм, почти прямые, слегка расширенные в середине. Верхушка тупая. Поверхность от темно-коричневой до бурой, ячеистая. Ячейки 4—6-угольные, продолговатые, иногда короткие, разной глубины. Спермодерма маломощная, с кутикулой, эпидерма однорядная, клетки небольшие от прямоугольных, вытянутых в ширину, до полукруглых, стенки утолщены сильно.

Семена этого вида известны уже из многих мест на Русской равнине и в Западной Сибири. Они очень разнообразны по величине и форме, встречаются и более крупные (до 1.75 мм длины), раздутые, с более резкими ячейками. Но для всех характерны небольшая величина, продолговатые, местами 5—6-угольные ячейки, однорядная эпидерма. Морфологически и анатомически вид довольно архаичный, но сохранялся в Европе и Западной Сибири до самого конца плиоцена. Интересно, что в современной флоре имеется очень близкий вид, обычно относимый к *C. tenuissima*. Семена этого вида из окрестностей Пхеньяна по сборам Н. Н. Кадена имеют величину 1.75—2.05×0.4—0.45 мм, прямые, в середине слегка раздутые, с тупой верхушкой, ячейки прямоугольные, глубокие, длина их в 1.5—2 раза больше ширины, стенки высокие, толстые, эпидерма на срезе однорядная. Семена этого современного вида крупнее ископаемых *C. sukaczevii*, но близки к ним, и виды эти вполне сопоставимы. У настоящей *C. tenuissima* семена крупнее, клетки (не ячейки) поверхности более длинные, эпидерма на срезе двурядная.

Caulinia lanceolata (C. et E. Reid) Dorof. comb. nov.

Рис. 6, *1—3* (см. вклейку); рис. 4, *2—4*

1915. *Najas lanceolata* C. et E. Reid. The Pliocene floras of the D.-Pr. border: 62, pl. 2, fig. 18, 19.

В первоописании этого вида приведено два семени. Изображения мелкие. Величина 2.7×0.6 мм. Тип из плиоцена Ревера. В кратком диагнозе сказано, что семена продолговатые, узкие, верхушка тупая, поверхность ячеистая, ячейки продолговатые, но многоугольные, неглубокие, в 26 рядах. Анатомически типовые семена не исследовались. В более поздних работах этот вид понимался широко. В действительности под этим названием скрывается несколько видов из двух групп (с однорядной и двурядной эпидермой). Из плиоценовых коллекций с территории СССР типу вида соответствуют семена из Отважного в Куйбышевской обл., скв. 391, гл. 46.5 (Дорофеев, 1956а, рис. 1, *4—6*), Камских Полян в Татарии, скв. 2001, гл. 42—45 (Дорофеев, 1956б, рис. 1, *12*) и из Матанова Сада в Ростовской обл. (Дорофеев, 1966, табл. 2, фиг. *1—4*). Семена из Матанова Сада имеют величину 2.1—2.55×0.45—0.65 мм, а семена из Отважного — 1.95—2.6×0.35—0.75 мм, они сходны — продолговатые, узкие, в середине слабораздутые и почти параллельно-крайные, верхушка тупая, слабо скошена, поверхность ячеистая. Ячейки небольшие, неглубокие, прямоугольные, редко 5-угольные, длина их в 1.5—3 раза больше ширины, число рядов на одной стороне 19—23. Эпидерма однорядная, с кутикулой, клетки небольшие, 4—5-угольные, преобладают изодиаметричные и узкие, верхний край среза неровный. Семена из наших коллекций в общем близки к типичным, но среди них много более мелких. Вид безусловно критический. Не исключено, что семена перечисленных коллекций из плиоцена СССР относятся к особому виду.

Caulinia lanceolataeformis Dorof. sp. nov.

Рис. 5, *11—16*; рис. 4, *5*, *6*

1965. *Najas lanceolataeformis* Dorof., Нов. данные о плиоценов. фл. Башкирии: 201, табл. I, фиг. *24—29*, рис. 2, *1*, *2*, designat. typi omissa.

Голотип: Башкирия, Урман, скв. 53, гл. 92—97. 3, плиоцен, БИН № 589-2, рис. 5, *11*.

Семена 2.2—3.1×0.5—0.8 мм, узкие, слегка согнутые. Верхушка острая и сосцевидная, оттянутая. Поверхность коричневая, блестящая, ячеистая. Ячейки прямоугольные, длина их в 2—3 раза больше ширины, реже почти квадратные, не очень глубокие, в 16—20 продольных рядах на одной стороне, стенки ячеек тонкие, островатые, высокие. Спермодерма мощная, с кутикулой, эпидерма однорядная, клетки 4—6-угольные, разной высоты, стенки утолщены сильно.

Семена этого вида близки к семенам *C. lanceolata*, но крупнее, более широкие в середине, с острой или сосцевидной оттянутой верхушкой, резче скульптированной поверхностью (ячейки крупнее, глубже, стенки их толще). Анатомически этот вид также близок к *C. lanceolata*, но клетки описываемого вида крупнее, более широкие, среди них встречаются 6-угольные и почти округлые.

Caulinia scrobiculata Dorof. sp. nov.

Рис. 5, *17—21*; рис. 4, *7*, *8*

Голотип: Гомельская обл., Холмеч, плиоцен, БИН № 492-10, рис. 5, *20*.

Семена 2.25—3.15×0.55—0.85 мм, довольно широкие, выпрямленные, толстые. Верхушка тупая. Поверхность коричневая, блестящая, ячеистая. Ячейки прямоугольные, от почти квадратных до продолговатых, глубокие, стенки их внизу толстые, гребни же островатые. Спермодерма мощная, с кутикулой, эпидерма однорядная, клетки крупные, 4—6-угольные, нерезко различающиеся по высоте, стенки утолщены сильно.

Вид, очень близкий к *C. lanceolataeformis*, но заметно отличающийся более широкими семенами с тупой, не оттянутой верхушкой, более крупными и глубокими ячейками. Клетки эпидермы описываемого вида крупнее, ближе к изодиаметричным.

Caulinia aspera (C. et E. Reid) Dorof. comb. nov.

Рис. 6, *12—15*; рис. *7*, *8*

1915. *Najas aspera* C. et E. Reid. The Pliocene floras of the D.-Pr. border: 62, pl. 2, fig. 15—17.

Семена 1.8—2.7×0.55—1.0 мм, довольно крупные, широкие, толстые и тонкие, чаще измятые. Верхушка острая, реже тупая, прямая или слегка отогнутая. Поверхность коричневая, от светлой до красновато-бурой, блестящая, всегда неровная, с извилистыми, продольными морщинами, без ячеек. Клетки прямоугольные и квадратные, местами 5—6-угольные, трапециевидные и веретеновидные, в нечетких продольных рядах. Спермодерма мощная, с кутикулой, эпидерма однорядная, клетки, близкие к квадратным, прямые и скошенные, стенки сильно утолщенные.

Очень интересный и редко встречаемый вид, заметно выделяющийся крупными и широкими семенами, с морщинистой, но без ячеек поверхностью, клетки которой разнообразные. Достаточно обособлена и спермодерма этого вида. Особенностью этого вида является необычное сочетание ровной (без ячеек) поверхности и однорядной эпидермы. У всех других видов обычно сочетаются ячеистая поверхность с однорядной эпидермой или ровная поверхность с двурядной эпидермой. Тип этого вида описан

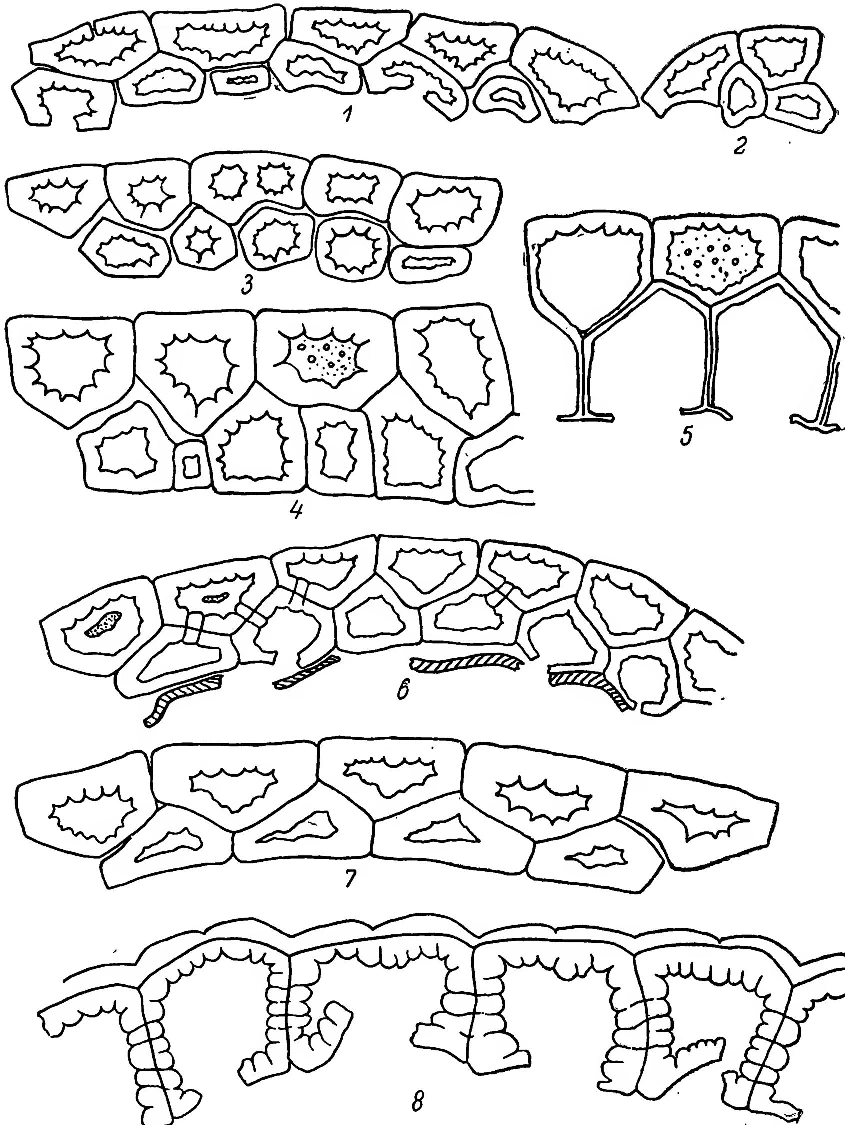


Рис. 7. Спермодерма *Caulinia*, × 280.

1—6 — *C. palaeotenuissima* Dorof.: *1—3* — Башкирия, Старо-Барятино, скв. 4, гл. 12.6—13.6, плиоцен; *4* — Гомельская обл., Холмеч, плиоцен; *5, 6* — Гомельская обл., Дворец, плиоцен; *7* — *C. tenuissima* (A. Br. ex Magn.) Tzvel., современная, Разлив, окр. Ленинграда; *8* — *C. aspera* (C. et E. Reid) Dorof., Липецкая обл., Волово, скв. 209, гл. 37—39, плиоцен.

из плиоцена Брунсума в Голландии. Типичные семена несколько крупнее (3.2×0.9 мм), с тупыми, скошенными верхушками, с мелкими, чаще изодиаметричными клетками поверхности. Спермодерма типовых семян не изучалась, поэтому тип вида еще не совсем ясен и нуждается в разъяснениях, но общее сходство голландских семян с семенами из плиоцена Липецкой обл. (Волово, скв. 209, гл. 37—39) большое.

Caulinia palaeotenuissima Dorof. sp. nov.

Рис. 6, *4—11*; рис. 7, *1—6*

1965. *Najas palaeotenuissima* Dorof., Нов. данные о плиоценов. фл. Башкирии: 200, табл. I, фиг. *21—23*; рис. 2, 3, 4, designat. typi omissa.

1973. *Najas lanceolata* auct. non C. et E. Reid, Дорофеев. К систематике ископаемых *Najas*: табл. II, фиг. *3, 4*.

Голотип: Башкирия, Старо-Барятино, скв. 4, гл. 12.6—13.6, плиоцен, БИН № 582-1, рис. 6, *10*.

Семена типовой коллекции 2.1—2.45×0.6—0.75 мм, почти прямые и слабо согнутые, в основании или середине расширенные, толстые. Верхушка короткая, тупая, слегка отогнутая. Поверхность темно-коричневая, до почти черной, блестящая, гладкая или с тонкими продольными морщинами, но без ячеек. Клетки прямоугольные, продолговатые, длина их в 1.5—2, редко в 3 раза больше ширины, стенки у недозрелых экземпляров тонкие до нитевидных, низкие, едва возвышающиеся над общей поверхностью, у зрелых семян стенки, особенно продольные, более толстые, высокие; сливаясь с продольными же стенками соседних клеток, они образуют продольные, изогнутые гребни. Кожура толстая, упругая. Спермодерма без кутикулы, эпидерма двурядная, клетки верхнего ряда более крупные, правильные, в типе 5-угольные, стенки утолщены сильно, клетки нижнего ряда мельче и менее правильные.

Семена такого типа наиболее широко распространены в отложениях плиоцена и наиболее массовы, но очень разнообразны по величине, общей форме, строению поверхности и анатомически. Вид скорее сборный, нуждающийся в дальнейших исследованиях. Близкие семена современной *C. tenuissima* мельче, у́же (2.3—2.55×0.6—0.65 мм), более однообразны по общей форме и деталям, менее расширены в середине, почти параллельно-крайные, с тупой верхушкой. Клетки эпидермы современного вида (рис. 7, *7*) крупнее, относительно шире, более правильные.

Размер ископаемых семян (в мм) из лучших коллекций:

Волово Липецкой обл., скв. 209, гл. 37—39 — 2.2—2.85 × 0.6—0.7
Грязи Липецкой обл., скв. 626, гл. 24.5—26.4 — 2.2—2.75 × 0.5—0.85
Незнановские Выселки Тамбовской обл., скв. 65, гл. 16.9—18.2 — 2.15—2.75× ×0.55—0.9
Холмеч Гомельской обл. — 2.1—2.9×0.4—0.8
Дворец Гомельской обл. — 2.2—2.85 × 0.45—0.85

Для более древних коллекций (Старо-Барятино, Волово, частично из Холмеча) характерны короткие, широкие, массивные семена с тупой верхушкой, более узкие, параллельно-крайные клетки поверхности и плотная ткань эпидермы. Семена из более молодых коллекций (частично из Холмеча, Дворца, Грязей, Незнановских Выселок) длиннее, у́же, а при расширенной середине с сильно оттянутой и всегда более острой верхушкой клетки поверхности у них крупнее, хотя и продолговатые, но расширенные в середине, ближе к многоугольным, эпидерма более рыхлая. Семена более молодой генерации *C. palaeotenuissima* общей формой семян и клетками их поверхности показывают приближение этой группы к более молодой и, по-видимому, производной от нее группе *C. flexilis*.

ЛИТЕРАТУРА

Величкевич Ф. Ю. (1973). Антропогенные семенные флоры Белоруссии и смежных областей. — Дорофеев П. И. (1956а). О плиоценовой флоре Самарской луки. ДАН СССР, 110, 4. — Дорофеев П. И. (1956б). О плиоценовой флоре Нижней Камы. Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. Сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. М.—Л. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Дорофеев П. И. (1965). Новые данные о плиоценовой флоре Башкирии. В кн.: Стратиграфия четвертичных (антропогеновых) отложений Урала. М. — Дорофеев П. И. (1966). Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. — Дорофеев П. И. (1969). Декілька однодольних із неогеновоі флори України. Укр. бот. ж., 26, 1. — Дорофеев П. И. (1973). К систематике ископаемых наяд подрода *Caulinia* (Willd.) Aschers. Бот. ж., 58, 3. — Крутоус Э. А. (1976). Новый вид рода *Najas* во флоре александрийского (лихвинского) межледниковья разреза Старые Стайки. В кн.: Новые виды ископаемых животных и растений Белоруссии. Минск. — Ришкене М. А. (1974). Новый вид *Najas* в межледниковых отложениях обнажения Буйвиджяй. В кн.: Вопросы изучения четвертичных отложений Литвы. Вильнюс. — Сукачев В. Н. (1958). О видах *Najas* из отложений лихвинского межледниковья. Бот. ж., 43, 2. — Цве-

л е в Н. Н. (1976). Заметка о роде *Najas* L. в СССР. Нов. сист. высш. раст., 13. — R e i d C. a. E. (1915). The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Mededeel. Rijksopsp. Delfstoffen, 6. — R e n d l e A. B. (1901). *Najadaceae.* Pflanzenreich, IV, 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 III 1978.

SUMMARY

The seeds of *Caulinia* from the U. S. S. R. miocene and pliocene, as well as their anatomical structure have been investigated. Twelve species are described, among them two new. The 21 species known from tertiary and quartenary deposits of the U. S. S. R. are devided into eleven groups on the basis of their morphology and anatomy. A short history of development of the genus *Caulinia* and its groups is given.

УДК 581.8 : 581.145.2 : 582 : 582.893

Н. М. Федорончук

КАРПОАНАТОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *TRINIA, RUMIA* И *LEDEBOURIELLA* (*APIACEAE*) ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ИХ СИСТЕМАТИКИ

N. M. FEDORONCHUK. THE STUDY OF FRUIT ANATOMY OF SOME SPECIES OF *TRINIA*, *RUMIA* AND *LEDEBOURIELLA* (*APIACEAE*) FOR THE AIMS OF THEIR SYSTEMATICS

Приводятся результаты исследования плодов некоторых видов *Trinia* (*T. glauca*, *T. hispida* s. l., *T. kitaibelii*, *T. daleshampii*, а также *Rumia crithmifolia* и *Ledebouriella multiflora*). В анатомическом отношении все изученные виды имеют ряд сходных черт, подтверждающих их генетическое родство. Характерной особенностью строения плодов этих видов является наличие в первичных ребрах очень крупных, экстрафасцикулярных секреторных вместилищ. По своей природе вместилища шизолизигенного характера. Для всех видов характерны ложбиночные секреторные канальцы, которые у *T. glauca*, *T. daleshampii* при созревании плода часто исчезают. Важным систематическим признаком на видовом уровне является характер ложбиночной секреторной системы (особенности строения выстилающего эпителиального слоя). Перикарпий трехслойный; для каждого вида характерны особенности в строении его слоев. По данным внешней морфологии и анатомической структуры плода *Trinia*, *Rumia* и *Ledebouriella* являются родственными и в то же время достаточно обособленными родами.

История изучения исследуемых родов

Trinia и *Rumia* как самостоятельные роды впервые были установлены и детально описаны Г. Гофманом (Hoffmann, 1814, 1816). В состав первого рода автор включил три вида: *T. glaberrima*, *T. henningii* и *T. hispida*. Первый вид является лектотипом рода. В состав рода *Rumia* он поместил *R. taurica*, *R. seseloides* и *R. microcarpa*, выделив их из рода *Cachris*. В дальнейшем роды *Trinia* и *Rumia* неоднократно подвергались ревизии и многие исследователи переносили виды из одного рода в другой, дробили или снова объединяли их.

В 1819 г. М. Биберштейн описывает еще один вид рода *Trinia* — *T. kitaibelii*, а виды *T. glaberrima* и *T. hispida* объединяет в один под названием *T. hoffmanii* с диагнозом, данным Гофманом для *T. hispida* («florula germinibus pubescenti-scabridis»). Однако несколько позже К. Мейер (Meyer, 1831) из полиморфного вида *T. hoffmanii* выделяет новый под названием *Rumia leiogona* — вид, несомненно близкий к *T. hispida*, который, однако, от последнего отличается отсутствием опушения на плодах.

Д. Ледебур во «Flora altaica» (Ledebour, 1829) *Rumia seseloides*, описанную Гофманом, переносит в род *Trinia*, объединяя два рода. Позднее во «Flora rossica» (1844) он не только разъединяет эти роды, но даже относит их к разным трибам. А. Декандоль (De Candolle, 1830) включает оба рода в трибу *Ammineae*, поместив их между разными родами. Е. Буасье (Boissier, 1856, 1859, 1872), считая эти два рода самостоятельными, описал еще ряд новых видов. В частности, для рода *Rumia* он приводит, кроме *R. taurica*, также *R. frigida* и *R. guicciardii*, для ко-

торых характерно наличие вторичных (морщинистых или более или менее прямых), а также первичных ребер. Оба рода *Trinia* и *Rumia* Буасье впервые сближает, помещая их в одну трибу *Ammineae*.

У О. Друде (цит. по: A. Engler, 1898) оба рода фигурируют в качестве подродов рода *Trinia*. Е. Галацси (Halacsy, 1901), следуя Друде, низводит роды до двух секций одного рода *Apinella*.

Г. Вольф (Wolff, 1910) выделил из рода *Rumia* виды *R. seseloides* и *R. multiflora* (последний вид был описан Ледебуром) в новый установленный им род *Ledebouriella*, для которого характерны бугорчатые первичные ребра. Некоторые виды рода *Rumia* он исключил, а остальные объединил в один род *Trinia*, который разбил на три секции по характеру ребер плода.

Самые дробные системы этих таксономических групп на родовом уровне представили В. Калестани (Calestani, 1905) и Б. М. Козо-Полянский (Koso-Poljansky, 1915); в них род *Trinia* в смысле Вольфа разбит на три самостоятельных рода: *Apinella*, *Triniella* и *Rumia*, соответствующих секциям Вольфа.

Однако и в последующих «Флорах» и «Определителях» виды этих родов не имеют постоянного места. В частности, Б. А. Федченко (1915) в род *Trinia* снова включает вид из рода *Ledebouriella* (*L. seseloides*). Е. В. Вульф (1953) в род *Rumia* переносит *T. hispida* и *T. leiogona*. С. С. Станков и В. И. Талиев (1957) сюда включают также и описанный Б. К. Шишкиным (1950) вид *T. ucrainica*.

В новейшей обработке зонтичных (Cannon, 1968) род *Trinia* снова понимается в широком смысле (включает три рода Калестани и Козо-Полянского).

Ввиду существующих разногласий по вопросу о самостоятельности родов *Trinia* и *Rumia* мы предприняли карпоанатомические исследования этих групп.

Как известно, в систематике сем. зонтичных признаки анатомического строения плодов являются решающими для установления того или иного рода, поэтому неудивительно, что в отечественной литературе со времен Козо-Полянского имеется много работ анатомического характера, касающихся систематики той или иной группы семейства (Тамамшян, 1938, 1942, 1945а, 1946, 1947, 1950, 1951, 1968; Тамамшян, Виноградова, 1969; Александров, Первухина, 1946, 1952; Александров, Климочкина, 1947; Первухина, 1947, 1950, 1951, 1953; Климочкина, 1950; Манденова, 1953, 1959; Тихомиров, 1958, 1965, 1968, 1973, 1977; Кузьмина, 1962; Тихомиров, Пименов, 1963; Тихомиров, Галахова, 1965; Пименов, 1965, 1967, 1968, 1972, 1974а—в, 1975а, б; Пименов, Сдобнина, 1973а, б, 1975; Тюрина, 1968, и др.).

В данной статье мы исследуем лишь систематические отношения между четырьмя группами семейства (*Trinia*, *Triniella*, *Rumia* и *Ledebouriella*) на основании изучения анатомии плода представителя каждой из этих групп. Кроме того, мы в этом же плане подробно рассмотрим *T. hispida* ssp. *hispida*, *T. hispida* ssp. *leiogona*, *T. kitaibelii* (=*T. ucrainica* Schischk.), систематическое положение которых в данный момент не совсем ясно.

Материал и методика

Материалом для наших исследований были плоды, собранные нами во время летней экспедиции 1976 г., и гербарный материал, а также плоды, взятые с гербарных образцов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, LE), Института ботаники им. М. Г. Холодного в Киеве (KW), из Гербариев Королевского ботанического сада в г. Кью (K), Британского музея (BM), Ботанического сада Женевы (G) и Естественно-исторического музея в Вене (W).

Микроскопические препараты изготовляли от руки принятым в анатомической практике способом. Срезы окрашивали флороглюцином с соляной кислотой, а также слабым раствором сафранина в течение суток.

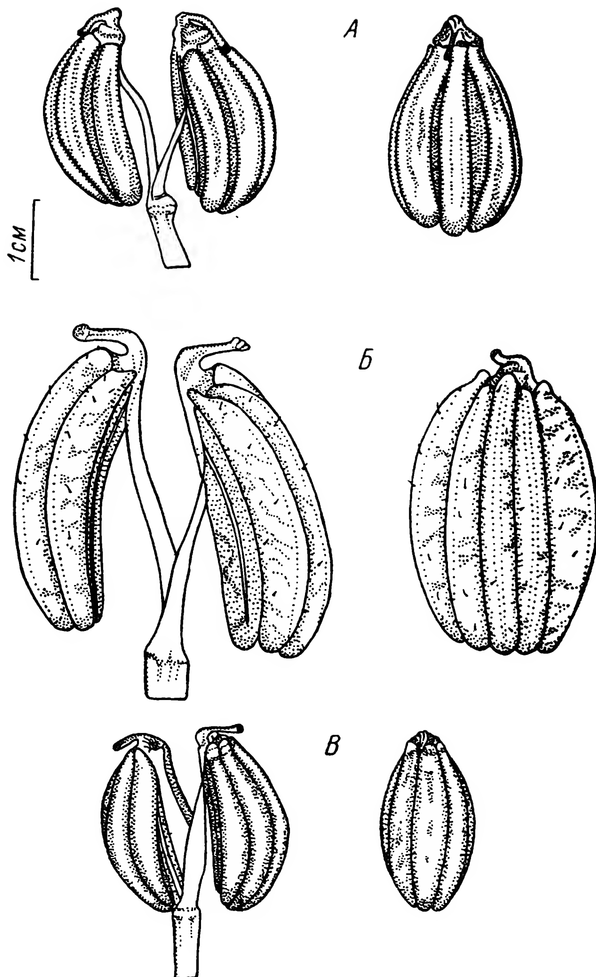


Рис. 1. Плоды видов *Trinia* Hoffm., *Rumia* Hoffm. и *Ledebouriella* Wolff.

А — *Trinia glauca* (L.) Dumort., *Б* — *T. hispida* Hoffm. ssp. *hispida*, *В* — *T. kitaibelii* Bieb., *Г* — *T. daleshampii* (Ten.) Janch., *Д* — *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol., *Е* — *Ledebouriella multiflora* Ledeb.

Для установления толщины кутикулярного слоя использовали судан-III. Проводили и комбинированное окрашивание срезов сафранином с анилиновым синим. Схемы и рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-5 в темном помещении.

Плоды брали с растений, произрастающих в разных местах ареала вида, с целью более полного выявления влияния экологических условий на их анатомическую структуру. Для уточнения времени заложения тех или иных гистологических структур и характера их развития наряду со зрелыми изучали также и молодые плоды.

Результаты исследования

1. *Trinia glauca* (L.) Dumort. 1827, Fl. Belg. : 78. — *Pimpinella glauca* L. 1753, Sp. Pl. : 264. — *Trinia glaberrima* Hoffm. 1814, Gen. Umbell. nom. illeg. superfl. — *T. stankovii* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 159.

Произрастает в Крыму, Турции, на Балканском и Пиренейском полуостровах, в странах Западной Европы.

Плоды яйцевидные, с боков сжатые, от темно-коричневого до черного цвета, блестящие, при созревании распадаются на две половинки (рис. 1,

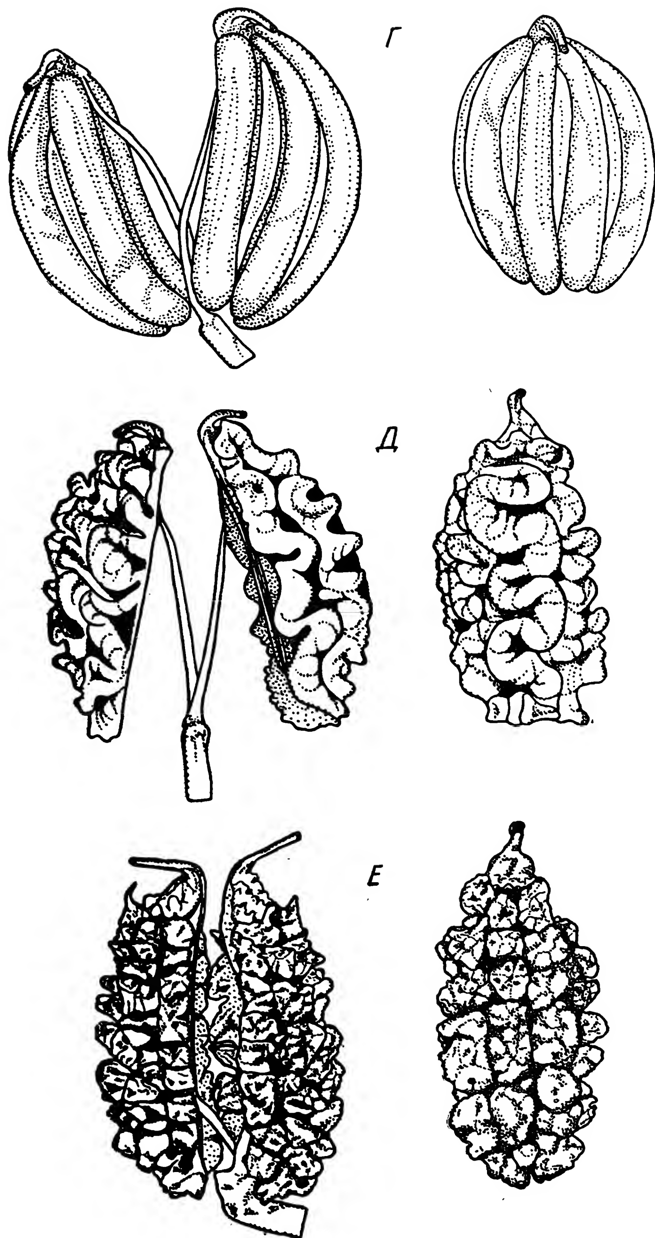


Рис. 1 (*продолжение*).

А). Мерикарпии с пятью сильно выступающими ребрами. Вторичные ребра встречаются редко. Ложбинки широкие, у основания и верхушки плода они сужаются. Подстолбие слабоконическое, реже почти незаметное, со слегка волнистым краем. Стилодии нитевидные, отогнутые, прижатые к поверхности плода, до 1 мм дл. Карпофор разделен от основания на две лентовидные части.

Изучены срезы плодов растений из девяти точек ареала. На рис. 2, *А* и 3 изображен срез зрелого плода образца «Крым, Бахчисарайский р-н, с. Ново-Павловка, юж. склон, 13 VI 1976, № 55, Н. Федорончук (LE)».

На поперечном срезе мерикарпий слабо сжат со спинной стороны, с расширенными ложбинками и сильно расставленными тупыми, реже с невысоким гребнем ребрами. Эпидерма однорядная, с сильно утолщенной внешней стенкой, покрытой толстым, слабобороздчатым или почти

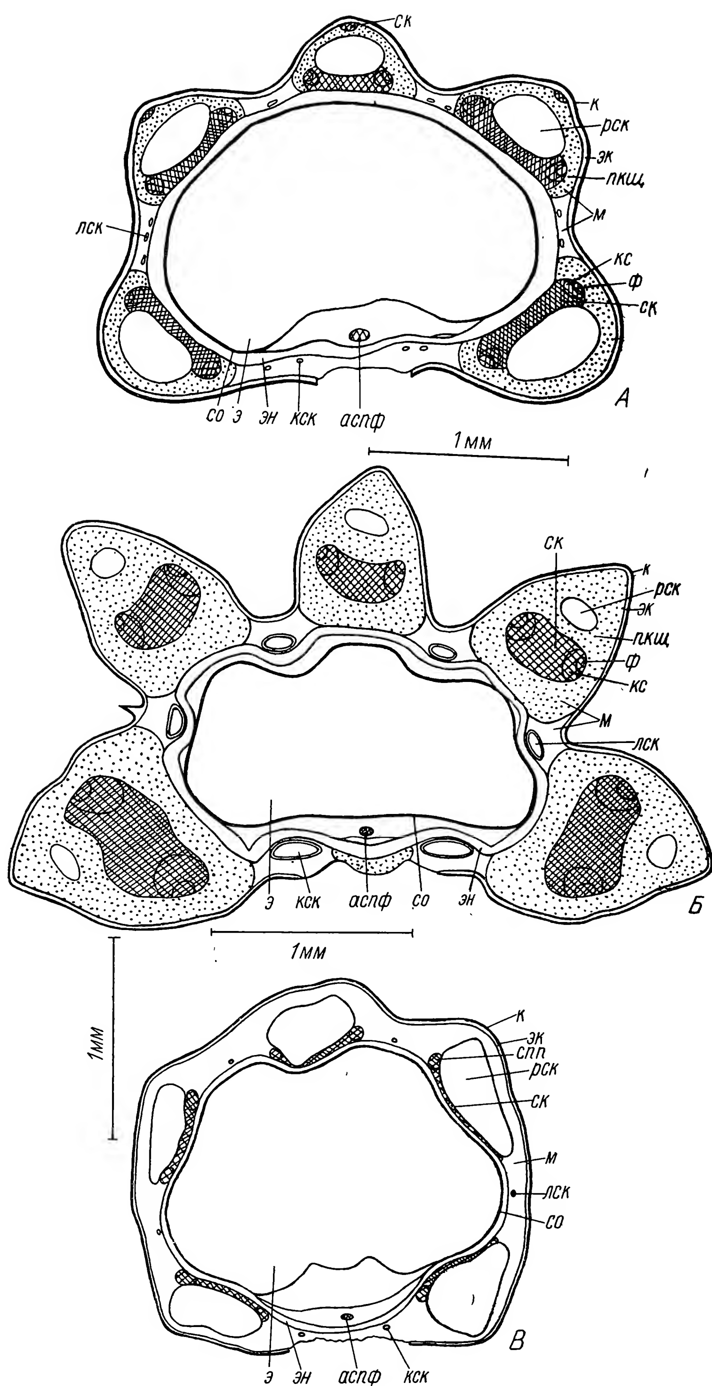


Рис. 2. Схемы поперечных срезов зрелых мерикарпиев.

А—Е — то же, что на рис. 1.
к — кутикула, *эк* — экзокарпий (эпидерма), *м* — мезокарпий, *пкщ* — паренхимные клетки со щелевидно-сетчатыми порами, *рск* — реберные секреторные канальцы, *лск* — ложбиночные секреторные канальцы, *кск* — комиссуральные секреторные канальцы, *ск* — склеренхима, *ф* — флоэма, *кс* — ксилема, *эн* — эндокарпий, *со* — семенная оболочка, *э* — эндосперм, *аспф* — амфикрибральный сосудистый пучок фуникулуса, *спп* — сосудистый проводящий пучок.

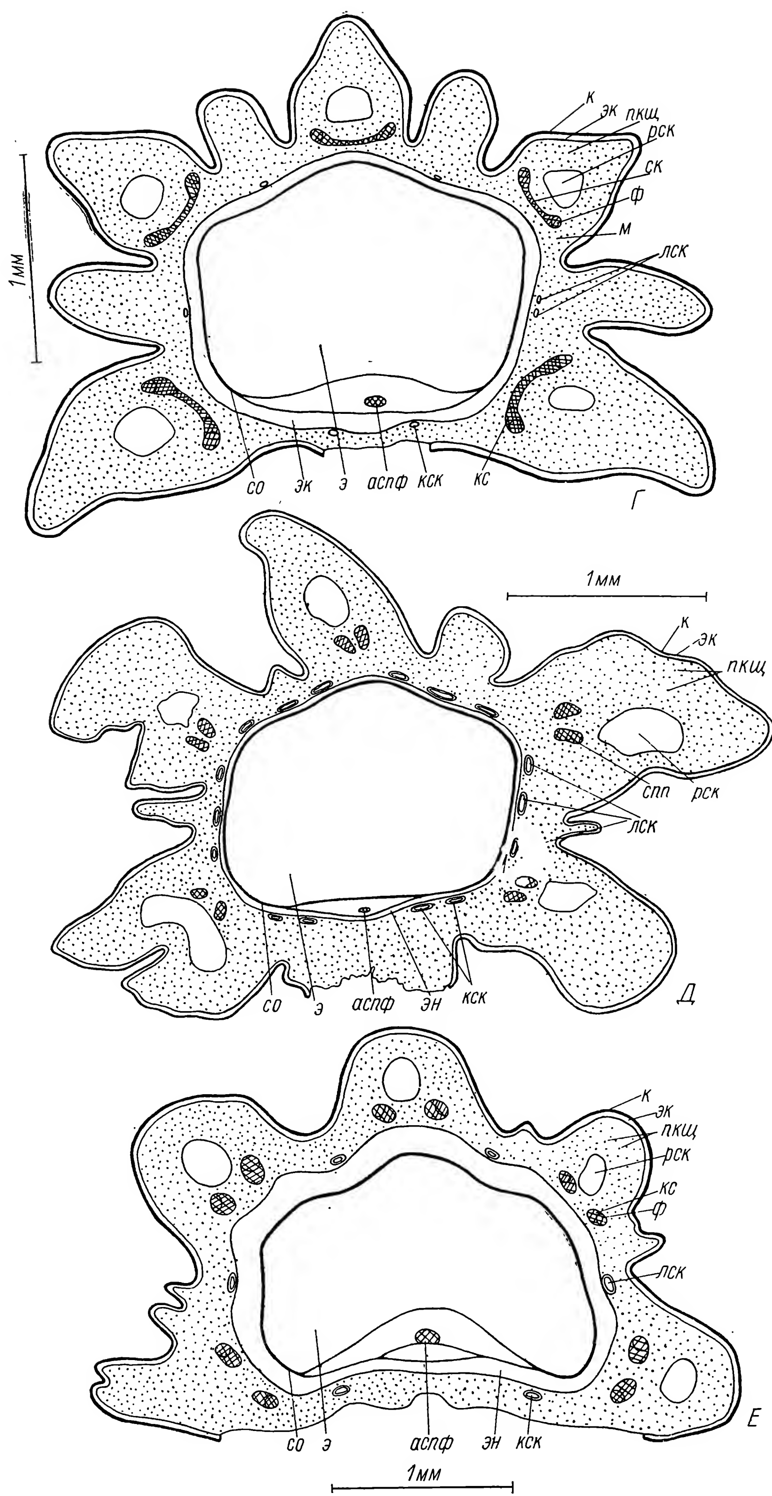


Рис. 2 (*продолжение*).

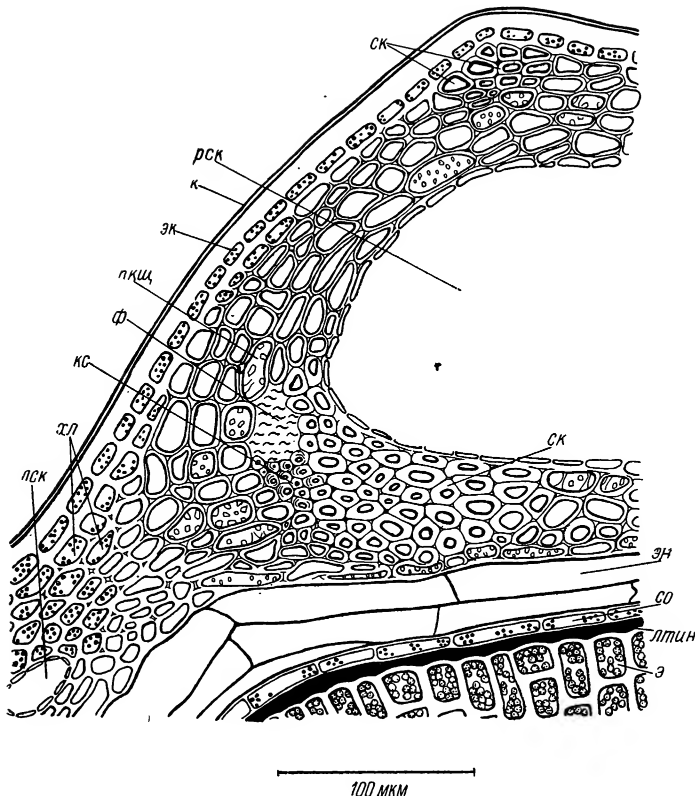


Рис. 3. Анатомическое строение мерикарпия *T. glauca* (L.) Dumort.

лтин — лизированные ткани интегумента и нуцеллуса, *хл* — хлоренхима. Остальные обозначения, как и на рис. 2.

гладким слоем кутикулы. У основания маргинальных ребер с комиссуральной стороны эпидермальный слой прерывается. Часто у зрелых плодов в клетках эпидермы еще заметны остатки темноокрашенных пластид.

В районе ложбинки толщина мезокарпия около 30 мкм; здесь он образован шестью-семью слоями клеток микроцитной хлоренхимы, которая в основании ребер постепенно переходит в продолговатые клетки более крупного диаметра с утолщенными стенками и щелевидными порами. Клетки такого типа расположены только в ребрах и на комиссуре; при действии сафранина окрашиваются в слаборозовый цвет, что свидетельствует о небольшом одревеснении их оболочек.

Реберные секреторные канальцы одиночные, крупные, овальной или округлой формы (195—315×120—255 мкм), занимают почти всю полость ребра, изнутри выстланы тонкостенными эпителиальными клетками, частично облитерирующимися при созревании плода, заполнены содержимым однородной консистенции светло-желтого цвета. Ложбиночные секреторные канальцы (в числе 1—3) и комиссуральные (1—2) мелкие, как и реберные, выстланы тонкостенными эпителиальными клетками, часто разрушенными в зрелом плоде. По мере созревания плода ложбиночные и коммиссуральные канальцы разрушаются и в зрелом состоянии незаметны. От эндокарпия ложбиночные канальцы отделены двумя-тремя слоями паренхимных клеток.

В каждом ребре проходит по два проводящих пучка («местомы», по Козо-Полянскому), расположенных по обеим сторонам основания реберного канальца. Пучки коллатерального типа.

Флоэма пучков, обращенная к периферии, при созревании плода полностью облитерируется. Элементы ксилемы неразличимы и представлены

клетками с узким просветом с сильно одревесневшими толстостенными оболочками. Между двумя проводящими пучками проходит склеренхимный тяж («стереом», по Козо-Полянскому) в виде сильно вытянутого по тангенсу эллиптического образования (210—345×15—45 мкм), который отделен от эндокарпия одним слоем несколько сплюснутых, деформированных клеток с утолщенными оболочками и щелевидной пористостью. Клетки склеренхимного тяжа крупные, оболочки их сильно утолщаются и одревесневают (при действии флороглюцина с соляной кислотой окрашиваются в малиновый цвет); непосредственно граничат с выстилающими клетками реберного секреторного вместилища.

Склеренхимные элементы в виде продольных тяжей расположены в основаниях ребер в комиссуральной части, прилегающей к колонке, а также в самой апикальной области ребра (гребне). Такого же характера продольные тяжи в апикальной части ребра, состоящие из групп клеток склеренхимы, вокруг которых располагаются слегка одревесневшие клетки со щелевидными порами, были отмечены В. Тихомировым (1973) для *Paraligusticum discolor* Ledeb.

Эндокарпий в районе ложбинки достигает 30 мкм толщины (почти равен мезокарпию); в его образовании принимают участие 2—3 слоя тонкостенных прозенхимных клеток, сильно вытянутых в тангентальном направлении. С комиссуральной стороны эндокарпий составляет бо́льшую часть перикарпия и отделен от колонки всего лишь тремя-четырьмя слоями склеренхимных клеток. Клетки эндокарпия здесь несколько вытянуты в радиальном направлении.

Семенная оболочка плотно прилегает к внутренней части околоплодника и представлена хорошо сохранившимся в зрелом плоде внешним эпидермальным слоем, клетки которого тонкостенные, сильно вытянуты в тангентальном направлении (в 4—5 раз превышают ширину), с остатками зеленых пластид. Между этим слоем и эндоспермом заметен тонкий слой лизированных клеток — остатков интегумента.

Фуникулус хорошо развит и имеет длину 425—450 мкм в тангентальном направлении и высоту (толщину) 75—120 мкм, в молодом состоянии он слабо вдавлен в интегумент и образует две неглубокие бороздки с двух сторон амфикрибрального пучка. У вполне созревшего плода фуникулярная паренхима частично разрушается и отделяется от эндосперма, образуя полости, через которые проходят тяжи разрушенных клеток паренхимы фуникулуса. В зоне, граничащей с хорошо сохранившимся амфикрибральным пучком, в клетках паренхимы еще видны остатки темно-зеленых, крупных хлоропластов, в которых накапливается и расходуется транзисторный крахмал.

Эндосперм на поперечном срезе имеет овальную форму, слабо вдавлен в районе ложбинок. Клетки эндосперма крупные, густо заполнены зернистым содержимым (алейроновыми зернами и каплями масла).

2. *T. hispida* Hoffm. ssp. *hispida*. — *T. hispida* Hoffm. 1814, Gen. Umbell. : 94. — *T. hoffmannii* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 247, p. p. — *Rumia leiogona* Ledeb. Fl. Ross. 1844, 2 : 28, ex p. non C. A. Mey. 1831.

Произрастает на юге европейской части СССР, в Предкавказье, в западной части Казахской ССР.

Плоды (2.5) 3.0—4.0 (5.0) мм дл. и (1.8) 2.5—3.0 мм шир., глубокобороздчатые с сильно утолщенными, выдающимися, острыми ребрами (рис. 1, *Б*). Незрелые плоды шероховатые, у зрелых волоски почти полностью исчезают. Ложбинки узкие. Стилодии нитевидные, в основании лентовидные, отогнутые, (1.0) 1.2—1.5 (1.8) мм дл.; подстолбие незаметное.

Исследовано 20 образцов. На рис. 2, *Б* и 4 изображены поперечные срезы зрелого плода образца «Астраханская губ., Калмыцкая степь, Шандаста, 1885, Краснов (LE)».

Мерикарпий зрелого плода на поперечном сечении заметно сдавлен со спинной стороны, с комиссуральной стороны он плоский или слабовогнутый, с пятью сильно выступающими, более или менее заостренными

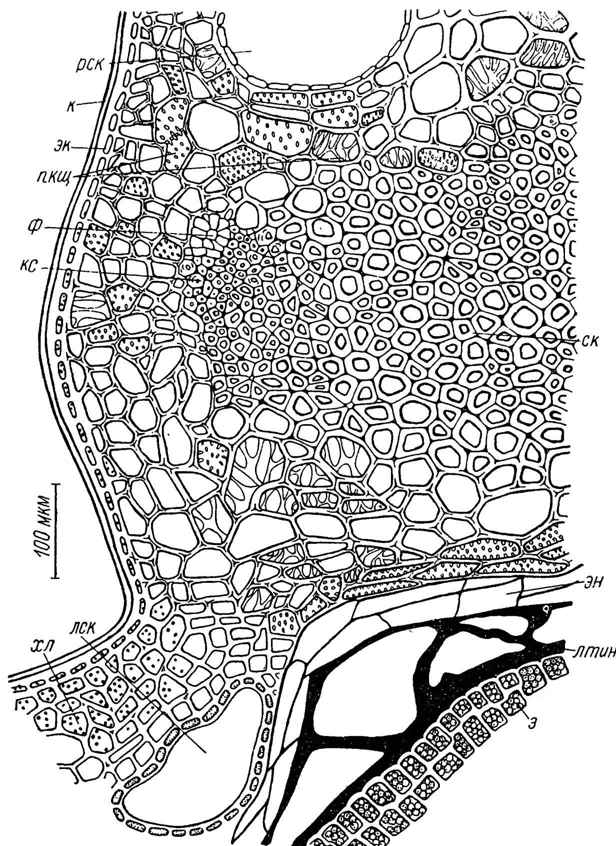


Рис. 4. Анатомическое строение мерикарпия *T. hispida* Hoffm. ssp. *hispida*.
Обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

на верхушке ребрами. Маргинальные ребра несколько более крупные. Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, которая прерывается только на узкой комиссуре на уровне расположения комиссуральных канальцев.

Клетки мезокарпия (кроме ложбинок) крупные, полиэндрические, слегка одревесневшие с утолщенными стенками и щелевидными или сетчатыми порами. В ложбинках мезокарпий составлен пятью-шестью слоями микроцитной хлоренхимы. В ребрах проходит по одному крупному округлому или слабо вытянутому в тангентальном направлении секреторному канальцу. Канальцы экстрафасцикулярного типа достигают (90)105—180 (210) мкм шир. и (45) 60—135 (150) мкм выс., изнутри выстланы бесцветными, тонкостенными, часто облитерированными в зрелом плоде клетками.

В ложбинках развивается по одному крупному канальцу овальной формы (на поперечном сечении). Внутренняя полость канальца и выстилающие ее клетки заполнены содержимым темно-оранжевого цвета, которое, по-видимому, по составу отличается от содержимого реберного канальца. На комиссуральной стороне имеется два канальца, которые по очертанию напоминают ложбиночные, однако заметно крупнее их: (165) 225—270 (305) мкм в шир. и 53 (60)—70 (105) мкм в выс.

В ребре проходит мощный склеренхимный тяж из очень крупных, толстостенных с сильно одревесневшими оболочками клеток. По обе стороны тяжа в верхней его части расположено по одному коллатеральному пучку. Склеренхимные элементы имеются также и на комиссуральной стороне, примыкающей к карпофору (колонке). Реберные проводящие пучки довольно крупные, слабо вытянутые в радиальном направлении;

флоэма в них обращена к периферии мерикарпия и в зрелом плоде иногда частично резорбирована. Элементы ксилемы (сосуды, трахеиды, клетки либриформа) претерпевают изменения: оболочки их сильно утолщаются, одревесневают и в зрелом плоде на поперечном срезе друг от друга трудно отличимы. Интересно отметить, что по сравнению с пучками, расположенными в спинных ребрах, пучки маргинальных ребер дольше сохраняются в состоянии функционирования, более развиты и, по-видимому, принимают большее участие в питании развивающегося семени.

Эндокарпий имеет толщину 15—30 мкм; чаще всего он представлен двумя слоями сильно вытянутых в тангентальном направлении прозенхимных тонкостенных клеток. Клетки эндокарпия часто переплетаются, и поэтому поперечные перегородки их кажутся на срезе косыми. От склеренхимного тяжа эндокарпий отделен двумя-тремя слоями вытянутых в тангентальном направлении, утолщенных, со слегка одревесневшими оболочками и щелевидными порами клеток.

Семенная оболочка не совсем зрелого плода плотно прилегает к околоплоднику и представлена одним слоем тонкостенных вытянутых в тангентальном направлении клеток, густо заполненных пластидами темно-зеленого цвета. В зрелом плоде этот эпидермальный слой интегумента разрушается, эндосперм ссыхается и в углах ребер наблюдается его отставание от околоплодника; связь с эндокарпием сохраняется только посредством нескольких разорванных тяжей — остатков интегумента.

Эндосперм на комиссуральной стороне плоский или слабовогнутый (ортоспермного типа), под ложбиночными канальцами слегка (реже — значительно) вдавлен. Клетки эндосперма крупные, с заметными первичными и вторичными оболочками, густо заполнены зернистым содержимым.

3. *T. hispida* Hoffm. ssp. *leiogona* (C. A. Mey.) Fedoronch. Бот. ж. 1978, 63, 4. — *Rumia leiogona* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. : 125. — *T. leiogona* (C. A. Mey.) B. Fedtsch. 1915, Растит. Туркест. : 608.

Произрастает в Закавказье, в горах Малого Кавказа.

Плоды (2.5)—3.0—4.0 (5.0) мм дл. и (1.5)—2.0—2.6 (3.0) мм шир., глубокобороздчатые, ребра сильно утолщенные, выдающиеся, белесые, килеватые. Стилодии (0.6)—0.9—1.1 мм дл., нитевидные, в основании лентовидные. Отличается от предыдущего вида голыми плодами и более короткими стилодиями.

Исследовано 17 образцов из разных мест произрастания.

Анатомическая структура плода сходна с *T. hispida* ssp. *hispida*. Небольшие отклонения наблюдаются только в количественных показателях гистологических элементов мерикарпия, средние размеры которых, однако, почти не выходят за рамки крайних значений варьирования соответствующих структур *T. hispida* ssp. *hispida* за исключением, может быть, только ложбиночных и комиссуральных канальцев. Необходимо отметить также более отчетливую бороздчатость кутикулярного слоя плода *T. hispida* ssp. *leiogona*, хотя и в данном случае она заметна лишь при большом увеличении (×400).

На срезах из образцов «Дагестан, Петровск, 25 VI 1890, В. Липский (KW)»; «Prope Gunib, VI 1897, № 8770, Th. Alexeenko (LE)» секреторные канальцы отсутствуют почти во всех ребрах и лишь очень редко наблюдаются у спинных.

4. *T. kitaibelii* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 246, p. p. quod descr. et pl. Volhyn. — *Pimpinella ramosissima* Fisch. ex Trev. 1819, Index sem. Vratisl.:3. — *Trinia ramosissima* (Fisch. ex Trev.) Reichenb. 1832, Fl. excurs. : 473, non Ledeb. 1829. — *T. ucrainica* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 158.

Обитает в странах Центральной Европы, на юге европейской части СССР (исключая Крым), в Предкавказье, вплоть до берегов р. Волги.

Плоды яйцевидные, голые, темноокрашенные, блестящие, 2—2.5 мм дл. и 1.0—1.2 мм шир. (соотношение 2 : 1) (рис. 1, *В*). Карпофор разделен от основания. Чашечные зубцы почти незаметны. Мерикарпии с пятью одинаковыми, слабо выступающими, широкими тупыми ребрами. Комис-

сура узкая. В ребрах просвечивают хорошо развитые секреторные канальцы. Ложбинки широкие, по боковым сторонам мерикарпия выпуклые, на спинной стороне слабовдавленные.

Исследовано 10 образцов. На рис. 2, *В* изображен срез зрелого плода образца «Ворошиловградская обл., Ровеньковский р-н, с. Картушино, балка Сухая, 7 VIII 1928, Грибенева (KW)».

Мерикарпий на поперечном сечении имеет округлую форму со слабо выступающими широкими тупыми ребрами, с комиссуральной стороны он плоский. Эпидерма однослойная, прерывается только на комиссуральной стороне у основания краевых ребер. Клетки ее вытянуты в тангентальном направлении, с утолщенной наружной оболочкой, покрытой тонким кутикулярным слоем. Даже при большом увеличении бороздчатость кутикулы не замечена. Под эпидермальным слоем у зрелых плодов в ребрах еще заметны 1—2 слоя паренхимных клеток с остатками пластид, которые в районе ложбинки доходят до уровня секреторного канальца. Остальные клетки мезокарпия имеют слабо утолщенные стенки, полиэндрическую форму и сильно извилистые оболочки. Изредка встречаются клетки со щелевидной или сетчатой пористостью.

Реберные масляные канальцы большие, занимают почти всю полость ребра, изнутри выстланы хорошо сохранившимися округлыми, крупными, тонкостенными клетками. В основании реберного канальца по обе стороны расположено по одному реберному пучку с полностью облитерированными элементами флоэмы, обращенными кнаружи от мерикарпия, и сильно одревесневшими, неразличимыми элементами ксилемы, представленными мелкими клетками полиэндрической формы с сильно утолщенными оболочками и узким просветом. Между пучками, непосредственно примыкая с одной стороны к эпителию реберного масляного канальца, а с другой — к эндокарпию, расположено 2—3 слоя склеренхимных клеток со слабоутолщенными и слабоодревесневшими оболочками (при действии сафранина клетки окрашиваются в слабо-розовый цвет). Группа склеренхимных клеток, вокруг которых расположены клетки с пористыми утолщениями, сосредоточена также на границе с карпофором.

В каждой ложбинке и на комиссуральной стороне в непосредственной близости к эндокарпию расположено по одному очень маленькому, однако хорошо заметному на всех стадиях онтогенеза плода секреторному канальцу. Каналец внутри выстлан одним слоем эпителиальных клеток, окрашенных в темно-оранжевый цвет.

Эднокарпий одно-двухслойный, состоит из прозенхимных, тангентально вытянутых клеток с тонкими оболочками и косыми, часто извилистыми поперечными перегородками; он тесно примыкает к эпитегме (семенной оболочке). Внешний эпидермальный слой семенной оболочки представлен тонкостенными клетками с остатками зеленых пластид.

Фуникулус сильно развит. Проводящие элементы амфикрибрального пучка в зрелом плоде не сохраняются. Остатки фуникулярной паренхимы тесно примыкают вместе с внешним слоем семенной оболочки к эндокарпию; полость образуется лишь между остатками паренхимы фуникулуса и эндоспермом (не на всех срезах).

Эндосперм неправильно четырехугольной формы, слабо вдавлен под ребрами. Форма эндосперма на комиссуральной стороне варьирует (от плоской до заметно вогнутой).

5. *T. daleshampii* (Ten.) Janch. 1908, Österr, bot. Zeitschr. 58 : 298. — *Meum daleshampii* Ten. 1811, Fl. Nap. Prodr. 1 : 19.

Произрастает в Италии, Албании и Греции.

Плоды от почти шаровидных до слабопродолговатых (2.0)2.5—3.2 (4.5) мм дл. и (1.8) 2.0—2.7 мм шир. (рис. 1, *Г*). Первичные ребра сильно выступают, прямые, часто с гребнем; вторичные ребра хорошо развиты, у основания и на верхушке мерикарпия постепенно исчезают, белого цвета, почти прямые. Стилодии нитевидные, согнутые, короткие, (0.4) 0.5—0.7 (0.8) мм дл. Карпофор разделен до основания на две узкие лентовидные доли.

Исследовано 4 образца. На рис. 2, *Г* изображен срез зрелого плода, взятого из образца «Abrutium, prov. d'Aquila, in jugo Gran Jasso d'Italia, loco campopericoli dicto prope Rifugio Duca Degli Abruzii, alt. 2300 m, solo calcareo, 2 VII 1824, № 2849, A. Fiori (K)».

Эпидерма плода однорядная, клетки крупные, изодиаметрические с сильно утолщенной внешней оболочкой, покрытой слегка бороздчатым слоем кутикулы. Клетки мезокарпия крупные, от полиэндрической до почти округлой формы с утолщенными оболочками пористо-сетчатой перфорации. В пограничном с эндокарпием слое клетки мезокарпия значительно мельче и вытянуты преимущественно в тангентальном направлении.

В каждом первичном ребре, в его средней части, над стереомом, проходит по одному крупному от почти округлой до широкоовальной формы (165—225×110—135 мкм) секреторному канальцу, которые внутри выстланы эпителиальными клетками с тонкими, нежными оболочками. В зрелом плоде часть этих клеток облитерируется. Под масляными канальцами с двух сторон проходят два сосудисто-волокнистых пучка с почти полностью разрушенными элементами флоэмы, расположенными над еще хорошо заметными в зрелых плодах сосудами ксилемы. Склеренхимный тяж слабо развит и представлен токним слоем клеток со слабоутолщенными стенками.

Вторичные ребра заполнены крупными клетками с пористо-сетчатыми утолщениями. В основании ребер находятся одиночные секреторные канальцы (ложбиночные по природе); на комиссуральной стороне их два. Клетки эпителия канальцев лишены содержимого и в зрелых плодах часто облитерируются, а сам каналец сдавливается разрастающейся паренхимой мезокарпия.

Эндокарпий одно-двухслойный, до 30 мкм толщины, состоит из тонкостенных паренхимных клеток, слабо вытянутых в тангентальном направлении (в основном первичных) или с почти одинаковыми стенками (в области вторичных ребер); он плотно срастается с оболочкой семени. Последняя представлена полностью разрушенным эпидермальным слоем с заметными остатками интегумента. Фуникулус зрелого плода с разрушенной паренхимой и частично сохранившимся (ксилемная часть) проводящим пучком.

6. *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol. 1915, Bull. Soc. Nat. Mosc. N. S. 29 : 173. — *Sanicula crithmifolia* Willd. 1801, in Neue Schrift. Gesell Naturf. Freunde in Berlin 3 : 419. — *Rumia taurica* Hoffm. 1816, Gen. Umbell. ed. 2 : 173. — *Trinia taurica* Schmalh. 1895, Фл. Ср. и Юж. Росс. 1 : 389.

Произрастает в предгорной и горной частях Крыма. Эндемик.

Плоды почти шаровидные, 4.0—5.0 мм дл. и 3.5—4.0 мм шир., подстолбие коротконическое, стилодии короткие, прямые, слабоотогнутые (рис. 1, *Д*). Первичные ребра в числе пяти, сильно развиты, складчатые, вторичные — в виде небольших бугорков.

Исследованный образец «Крым, Федосийский р-н, Кара-Даг, 4 VII 1976, № 102, Н. Федорончук (LE)» (рис. 2, *Д*, и 5).

Экзокарпий зрелого плода представлен однослойной эпидермой. Клетки эпидермы вытянуты в тангентальном направлении с утолщенными внутренней и внешней оболочками, снаружи покрыты неравномерным, мелкоморщинистым слоем кутикулы. Под эпидермой расположены полиэндрические, неодинаковые по размерам клетки мезокарпия с утолщенными оболочками и сетчатой пористостью. Клетки, прилегающие непосредственно к реберному канальцу, мелкие по размерам, расположены без определенной ориентации, с тонкими оболочками и почти лишены сетчатой пористости, по направлению к эпидермальному слою мерикарпия постепенно увеличиваются в размерах, оболочки их становятся толще, стенки приобретают сетчатые утолщения, а в самом наружном слое мезокарпия клетки снова уменьшаются. Характер пористости стенок клеток существенно отличается от пористых клеток *T. hispida*, s. l. и *T. ramosissima*. В данном случае сетчатое утолщение приобретает форму тяжей

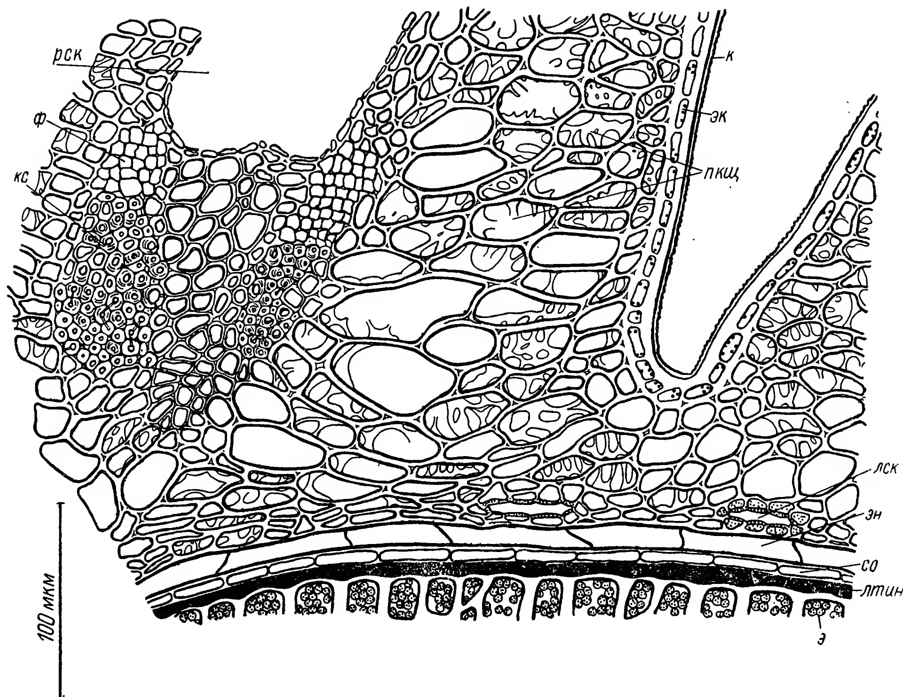


Рис. 5. Анатомическое строение мерикарпия *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol.



Обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

протоплазмы, прилегающих к внутренней оболочке клетки. В слоях, примыкающих к эндокарпию, клетки мелкие, деформированные.

В каждом первичном ребре проходит по одному извилистому крупному секреторному экстрафасцикулярному канальцу; характер извилистости ребра обусловливает неправильную форму канальца. Изнутри канальцы выстланы тонкостенными, полностью облитерированными в зрелом плоде эпителиальными клетками. Ложбиночные канальцы в числе трех (очень редко 2), на комиссуральной стороне — 4, эллиптической формы (90× ×15 мкм), выстланы эпителиальным слоем клеток, заполнены темно-оранжевым содержимым. Расположены эти вместилища у основания вторичного ребра (бугорка) и по боковым краям первичного, в непосредственной близости к эндокарпию.

В образовании вторичного ребра сосудисто-волокнистые пучки не принимают участия. Клетки мезокарпия вторичных ребер по форме и типу напоминают паренхимные клетки мезокарпия первичных ребер. Необходимо отметить, что в верхней части вторичного ребра клетки мезокарпия ориентированы преимущественно в радиальном направлении, тогда как в первичном, а также в основаниях первичного и вторичного ребер они вытянуты в тангентальном направлении. Такой же формы и топографии клетки выявлены у видов рода *Astrodaucus* (Тамамшян, 1947), а еще раньше они были описаны Калестани (по Козо-Полянскому, 1915) для *Daucus* и *Laserpitium*.

В основании первичных ребер под экстрафасцикулярными вместилищами проходят два почти изолированных, радиально вытянутых сосудисто-волокнистых пучка коллатерального типа. Флоэма пучков с частично сохранившимися элементами в зрелом плоде примыкает к реберному канальцу. Ксилемная часть представлена спиральными трахеидами и волокнистыми элементами. Между двумя пучками расположены мелкие клетки паренхимы, которые по толщине своих стенок не отличаются от соседних клеток мезокарпия и при действии флороглюцина с соляной кислотой почти не окрашиваются.

Эндокарпий однослойный, с тангентально вытянутыми, прямоугольными, тонкостенными клетками, плотно прилегает к семени. Семенная оболочка образована слоем тонкостенных прозенхимных клеток и остатками облитерированных слоев интегумента.

Фуникулус слабо развит. Эндосперм почти округлой формы, слабовыпуклый в зоне первичных ребер.

7. *Ledebouriella multiflora* (Ledeb.) Wolff, 1910, Engl. Pflanzenr. 4, 228 : 192. — *Rumia crithmifolia* Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 281.

Произрастает в южной части Западной Сибири. Эндемик.

Плоды цилиндрические, 4.5 мм дл. и 2.3 мм шир., распадаются на два полуплодика. Стилодии нитевидные, слабоотогнутые, 0.9—1.3 мм дл. Подстолбие коническое (у всех предыдущих видов почти незаметное). Мерикарпий с пятью сильно развитыми, бугорчатыми ребрами, вторичные в виде маленьких бугорков. Зубцы чашечки заметные, завернутые вовнутрь.

Исследованнй образец «Altai (коллектор неизвестен, LE)» (рис. 1, *E* и 2, *E*).

Экзокарпий зрелого плода состоит из одного слоя крупных, слабовытянутых клеток с сильно утолщенной наружной оболочкой, покрытой тонким слоем мелкобороздчатой кутикулы; на комиссуральной стороне прерывается на уровне реберных канальцев. Мезокарпий многослойный, клетки его крупные, с несколько утолщенными сетчатыми стенками. В каждом ребре проходит по одному крупному (165×180 мкм) секреторному вместилищу. В некоторых ребрах вместилища незаметны, так как срез прошел через нисходящую часть ребра. Выстилающие клетки канальца тонкостенные, с прозрачной оболочкой.

С двух боковых сторон секреторного вместилища, отделенного пятьюшестью слоями паренхимных клеток, проходят два коллатеральных пучка с частично облитерированной флоэмой и одревесневшими элементами ксилемы.

Межреберные секреторные канальцы в числе 6, из них 2 на комиссуральной стороне, мелкие, овальной формы (75×20 мкм), выстланы одним слоем эпителиальных клеток с утолщенной внешней оболочкой. От эндокарпия вместилища отделены 1—2 слоями мелких, сплюснутых клеток.

Эндокарпий трех-четырех (пяти)слойный, около 60 мкм в толщину, составлен вытянутыми по тангенсу клетками с тонкими, слабоизвилистыми стенками. Семенная оболочка плотно прилегает к эндокарпию, в зрелом плоде представлена деформированными, сплюснутыми клетками эпидермального слоя, ниже которого залегают остатки интегумента.

Фуникулус вытянут в тангентальном направлении (975 мкм), вдавлен в эндосперм. В зрелом состоянии паренхима фуникулуса и его амфикрибральный пучок частично сохраняются.

Обсуждение и выводы

Для всех исследованных видов характерны плоды, распадающиеся при созревании на два мерикарпия, висящих некоторое время на карпофоре. По характеру ребер мерикарпиев виды можно подразделить на несколько групп:

1 — первичные ребра прямые (*T. glauca*, *T. kitaibelii*, *T. hispida* ssp. *hispida*, *T. hispida* ssp. *leiogona*, *T. daleshampii*;

2 — первичные ребра сильно извилистые (*Rumia crithmifolia*);

3 — первичные ребра бугорчатые (*Ledebouriella multiflora*). Для *T. daleshampii*, кроме первичных, характерны и вторичные (прямые) ребра. Прямые вторичные ребра изредка встречаются и у *T. glauca*, в форме небольших бугорков они свойственны *Rumia crithmifolia* и *Ledebouriella multiflora*.

По форме подстолбия и характеру стилодиев между исследованными видами родов *Trinia* и *Rumia* нет резких различий (подстолбия — от слабозаметных до более или менее выдающихся), стилодии несколько отогну-

тые, чаще прижаты к плоду. У *Ledebouriella multiflora* подстолбие хорошо заметно, конической формы, стилодии почти прямые, торчащие.

В плане анатомического строения плодов всех видов обращает на себя внимание прежде всего наличие крупных реберных и менее развитых ложбиночных секреторных канальцев. Реберные секреторные канальцы по одному в ребре, очень крупные, нередко заполняют почти все ребро (*T. glauca*, *T. kitaibelii*), выстланы однорядным, нежным, бесцветным слоем эпителия, клетки которого при созревании плода облитерируются. По своей природе вместилища экстрафасцикулярного типа, шизолизигенного характера — при созревании плода вместе с эпителиальным слоем исчезают и септы.

Число ложбиночных секреторных канальцев может быть постоянным — по одному в каждой ложбинке (*T. kitaibelii*, *T. hispida* s. l. и *Ledebouriella multiflora*), по два-три (*Rumia crithmifolia*) или варьировать от трех до одного и даже совсем исчезать (*T. glauca*, *T. daleshampii*). Ложбиночные секреторные канальцы существенным образом отличаются от реберных (по строению и химическому составу секрета). Содержимое этих канальцев имеет более темную, почти коричневую окраску. Клетки эпителиального слоя темноокрашенные, многослойные, всегда сохраняются в зрелом плоде. Исключение составляют ложбиночные канальцы плодов *T. glauca* и *T. daleshampii*, эпителий которых состоит из одного слоя тонкостенных клеток, которые при созревании часто облитерированы.

Секреторные канальцы (реберные и ложбиночные) вполне сформированы еще до начала дифференциации эндосперма, т. е. их развитие проходит на самых ранних стадиях онтогенеза плода. Однако в дальнейшем по мере формирования зародыша и развития плода ложбиночные канальцы у *T. glauca*, *T. daleshampii* постепенно разрушаются и нередко полностью исчезают. Этот факт исчезновения ложбиночных канальцев в зрелом плоде лектотипа рода *Trinia* привел некоторых систематиков к ошибочному заключению о полном их отсутствии в роде *Trinia* (s. s.), а виды, у которых ложбиночные секреторные канальцы сохраняются на всех стадиях развития плода, Вульфом (1953), Станковым и Талиевым (1957) были перенесены в род *Rumia*: *T. hispida*, *T. leiogona*, *T. ucrainica* (=*T. kitaibelii*).

Но, как уже сказано, ложбиночные канальцы свойственны всем без исключения видам, а непостоянство наличия их у некоторых видов связано с различным возрастом мерикарпиев, поэтому этот признак не является достаточно веским и не может служить для родовой диагностики.

Первичные ребра имеют два пучка, между которыми располагается склеренхимная ткань. Утолщения и одревеснения элементов склеренхимной ткани заметно варьируют в пределах исследованных родов.

На самых ранних этапах онтогенеза пучки не изолированы и представлены, кроме флоэмной части, отдельными сосудами, расположенными в одной плоскости ниже уровня секреторного канальца среди тонкостенных паренхимных клеток. По мере развития семени сосуды ксилемы начинают постепенно отодвигаться разрастающейся перенхимой к двум боковым сторонам мерикарпия (ребра), концентрируясь у самого основания секреторных вместилищ. Одновременно утолщаются стенки самих паренхимных клеток — основы будущего склеренхимного тяжа, однако степень утолщения и одревеснения их оболочек у разных видов неодинакова. Наиболее мощная склеренхимная ткань у *T. hispida* s. l.; у *T. glauca* она представлена в виде узкой ленты, соединяющей два проводящих пучка. Клетки склеренхимы крупные, с сильно утолщенными оболочками. У *T. kitaibelii* склеренхимный тяж слагают клетки меньшего размера, стенки их тоньше, при действии флороглюцина с соляной кислотой окрашиваются в слаборозовый цвет. Для *R. crithmifolia* и *L. multiflora* характерны еще менее развитые стереомы, и сосудистые пучки нередко изолированы друг от друга паренхимными клетками со щелевидной (сетчатой) пористостью.

Замечена коррелятивная связь между формой ребра и формой стереома. У видов с крупными, выдающимися, острыми ребрами (*T. hispida*

s. l.) склеренхимный тяж сильно развит, широкоэллиптической формы в поперечном сечении. У плодов с притупленными ребрами соответственно и стереом менее развит, более сильно вытянут в тангентальном направлении.

Для всех изученных видов характерен трехслойный перикарпий одинаковой гистологической структуры, который, однако, у каждого вида имеет свои специфические особенности в развитии отдельных его слоев. Общим является однослойная колленхиматоидная эпидерма, которая составлена из клеток с оболочками различной степени утолщения; ее внешний слой покрыт кутикулой. Поверхность кутикулярного слоя редко гладкая (*T. kitaibelii*), в большинстве случаев она мелкобороздчатая (скульптурированная). Степень скульптурированности кутикулы весьма варьирует, и придавать ей систематическое значение вряд ли можно (замечено, что этот признак варьирует не только у растений из разных популяций, но и у плодов, взятых с одного растения).

Характерной особенностью строения мерикарпия является наличие более или менее одревесневших клеток с пористыми щелевидно-сетчатыми утолщениями оболочек. Для каждого из описанных видов характерны определенная степень развития этих клеток, а также локализация их в средней части перикарпия (в мезокарпии). Следует отметить, что у *T. hispida* s. l. пористость клеток бывает как щелевидная, так и сетчатая. Пористые клетки мезокарпия *T. kitaibelii* преимущественно щелевидной формы и изредка встречаются среди остальных паренхимных клеток с сильно извилистыми стенками. В ложбинках мерикарпиев этих видов клетки со щелевидно-сетчатыми утолщениями оболочек отсутствуют и ложбиночная ткань представлена преимущественно микроцитной паренхимой, длительное время сохраняющей зеленые пластиды. Иной характер клеток с пористыми утолщениями у *Rumia*, *Ledebouriella* и *T. daleshampii*. Для них характерно наличие пористых клеток не только в ребрах, но и в ложбинках (вторичных ребрах), т. е. весь мезокарпий образован клетками этого типа. У *Rumia* пористые утолщения преимущественно сетчатого характера. Сетчатость стенок обусловлена нарастанием на них внутренней поверхности тяжей перерождаемой протоплазмы. Сетчатое утолщение представляет собой одну из промежуточных фаз метаморфоза протоплазмы, конечной стадией которой является ее лигнинное перерождение. Созревание плода происходит еще до наступления этой конечной стадии, и поэтому перерождение протоплазмы останавливается на одной из ее промежуточных фаз, обусловливая сетчатость оболочек. Под действием сафранина оболочки клеток со щелевидно-сетчатыми утолщениями окрашиваются у разных видов с неодинаковой интенсивностью, что свидетельствует о разной степени одревеснения их.

Клетки с пористыми утолщениями оболочек свойственны для многих видов подсемейства *Apioideae*. Такого же характера клетки под названием «гидроциты» описаны Александровым и Савченко (1949) для сложноцветных (триба *Anthemideae*), произрастающих в более или менее сухих местообитаниях. Сходное строение имеют они и с клетками перикарпия зерновки злаков, что дало основание предположить участие этих элементов в регулировании водного режима зрелого плода.

В результате проведенного карпоанатомического анализа видов можно сделать следующие выводы.

1. *Trinia*, *Rumia* и *Ledebouriella* необходимо рассматривать как самостоятельные роды, что соответствует в основном системе Б. Шишкина (1950б), принятой во «Флоре СССР». Подтверждают их родовую самостоятельность полученные данные по анатомии мерикарпиев. Для каждого из трех родов характерна определенная форма первичных ребер мерикарпия: прямые (*Trinia*), извилистые (*Rumia*) и бугорчатые (*Ledebouriella*).

2. *T. hispida* s. l. и *T. kitaibelii* составляют группу видов рода *Trinia*, для которой наиболее характерным внешнеморфологическим признаком плода является отсутствие вторичных и наличие сильно развитых прямых

первичных ребер. Плоды *T. glauca*, кроме первичных прямых, изредка имеют зачатки вторичных ребер, признак, связывающий группу видов *Trinia* и *Triniella* (*T. daleshampii*), которые мы рассматриваем в качестве подродов рода *Trinia*.

3. Несмотря на внешнее морфологическое разнообразие форм плодов, все три рода несомненно родственны. Подтверждением доказательства их родства являются данные анатомического строения их мерикарпиев. Самым характерным анатомическим признаком для всех плодов является наличие крупных, одиночных, экстрафасцикулярных, шизолизигенных секреторных каналов в первичных ребрах. Ложбиночные канальцы менее развиты (исключение составляют *T. hispida* ssp. *hispida* и *T. hispida* ssp. *leiogona*). Из других анатомических признаков, общих для всех видов, следует указать на трехслойное строение перикарпия, наличие в мезокарпии клеток со щелевидно-пористыми утолщениями оболочек с некоторой степенью их одревеснения. В каждом ребре ниже секреторного вместилища проходят по два проводящих пучка, соединенных между собой склеренхимным тяжем, степень развитости которого характерна для каждого вида. Эндосперм ортоспермного типа.

4. В систематике зонтичных не следует придавать большого значения какому-либо одному анатомическому признаку, особенно такому, характер которого зависит от стадий онтогенеза плода (наличие и число ложбиночных секреторных канальцев, степень руминированности эндосперма). Более веский аргумент в систематике имеют качественные особенности этих структур, например характер выстилающего эпителиального слоя ложбиночных канальцев.

В заключение приношу искреннюю благодарность В. К. Василевской и В. М. Виноградовой за консультации и ценные указания.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Л. В. Климочкина. (1947). История развития основных типов строения плодов зонтичных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 6. — Александров В. Г., Н. В. Первухина. (1946). Особенность строения плодов зонтичных, имеющих толстый перикарпий в связи с экологией их произрастания. Сов. бот., 14, 1. — Александров В. Г., Н. В. Первухина. (1952). К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 3. — Александров В. Г., М. И. Савченко. (1949). Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их происхождения и местообитания. Бот. ж., 34, 2. — Вульф Е. В. (1953). Флора Крыма, 2, 3. — Климочкина Л. В. (1950). О типе структуры плода *Hydrocotyle*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 1. — (Козо-Полянский Б. М.) Koso-Poljanski (1915). Sciadophytorum Systematis Lineamenta. Bull. de la Soc. Imp. Nat. de Moscov, 29. — Кузьмина Л. В. (1962). Исследование анатомических признаков для классификации видов рода *Prangos* Lindl. Бот. ж., 47, 2. — Манденова И. П. (1953). Монография рода *Zozimia* Hoffm. Тр. Тбил. бот. сада, 15. — Манденова И. П. (1959). Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* K.-Pol. Emend. Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*). Тр. Тбил. бот. инст., 20. — Первухина Н. В. (1947). Материалы к изучению плодов зонтичных. Сов. бот., 15, 1. — Первухина Н. В. (1950). О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 1. — Первухина Н. В. (1951). Об особенностях организации завязи и плода зонтичных. ДАН СССР, 81, 4. — Первухина Н. В. (1953). Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы. Бот. ж., 38, 2. — Пименов М. Г. (1965). О видах секции *Coelopleurum* (DC) M. Pimen. рода *Angelica*. Нов. сист. высш. раст., 2. — Пименов М. Г. (1967). Новый вид рода *Angelica* из Закавказья. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 3. — Пименов М. Г. (1968). О строении плода и систематическом положении дальневосточного вида *Ligusticum purpureopetalum* Kom. Науч. докл. высш. школы, 5. — Пименов М. Г. (1972). Новый вид рода *Angelica* L. из Центрального Тянь-Шаня. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 5. — Пименов М. Г. (1974а). Два новых вида *Seseli* L. из Тянь-Шаня. Бот. ж., 59, 3. — Пименов М. Г. (1974б). *Madiasia* M. Pimen. — новый род семейства *Umbelliferae*. Нов. сист. высш. раст., 11. — Пименов М. Г. (1974в). *Sajania* M. Pimen. — новый род семейства *Umbelliferae*. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 3. — Пименов М. Г. (1975а). Строение плодов некоторых видов ферул подрода *Narthex* (Falcon.) Drude в связи с их систематикой. Биол. науки, 6. — Пименов М. Г. (1975б). Ревизия рода *Pachypleurum* Ledeb. и описание нового рода *Dimorphosciadium* (*Umbelliferae—Apioideae*) из Средней Азии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 3. — Пименов М. Г.,

Л. И. Сдобнина. (1973а). О систематическом положении *Pachypleurum mucronatum* (Schrenk) Schischk. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 4. — Пименов М. Г., Л. И. Сдобнина. (1973б). О некоторых видах *Libanotis* (Hall.) Zinn., описанных из Казахстана. Бот. ж., 58, 10. — Пименов М. Г., Л. И. Сдобнина. (1975). К систематике рода *Seseli* L. 1. Ревизия рода *Libanotis* Hill. (*Umbelliferae*). Бот. ж., 60, 8. — Станков С. С., В. Н. Талиев. (1957). Флора Крыма, 2. — Тамамшян С. Г. (1938). Новый для СССР род *Actinolema*. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1. — Тамамшян С. Г. (1942). *Pentataenium* — новый род сем. зонтичных. Изв. Арм. фил. АН СССР, 3—4. — Тамамшян С. Г. (1945а). О малоизвестном роде *Smirniopsis* Boiss. из сем. Зонтичных. Изв. АН АрмССР, 5—6. — Тамамшян С. Г. (1945б). О ценности некоторых диагностических признаков в семействе зонтичных. Сов. бот., 13, 4. — Тамамшян С. Г. (1946). Род *Hohenackeria* Fisch. et C. A. Mey. и его место в системе зонтичных. Сов. бот., 14, 4. — Тамамшян С. Г. (1947). К карпологической характеристике рода *Astrodaucus* Drude и некоторых кавказских *Caucalinae* и *Daucinae*. Сов. бот., 16, 4. — Тамамшян С. Г. (1950). К систематике рода *Symphyoloma* C. A. Mey. (*Umbell.*). Бот. ж., 35, 4. — Тамамшян С. Г. (1951). Критические заметки о родах *Pholojodiocarpus* Turcz. и *Stenocoelium* Ledeb. Бот. мат. (Ленинград), 15. — Тамамшян С. Г. (1968). Типы секреторных вместилищ в плодах зонтичных. В кн.: Совещ. по вопр. изуч. и освоения растит. ресурсов СССР, Новосибирск. — Тамамшян С. Г., В. М. Виноградова. (1969). К систематике рода *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*). Бот. ж., 54, 8. — Тихомиров В. Н. (1958). Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР. Автореф. канд. дис. М. — Тихомиров В. Н. (1965). Таксономическое значение некоторых признаков строения плода зонтичных. В кн.: Моск. гос. унив. Биол.-почв. ф-т. Рефер. науч. сообщ. По материалам второй годич. научн. отчетн. конф. 13—15 апреля 1965 г. — Тихомиров В. Н. (1968). Виды рода *Libanotis* Hill европейской части СССР, Урала и Западной Сибири. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 2. — Тихомиров В. Н. (1973). *Paraligusticum* V. Tichom. — genus novum Umbell. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 1. — Тихомиров В. Н. (1977). Происхождение, эволюция и система сем. зонтичных. Автореф. докт. дис. М.. — Тихомиров В. Н., О. Н. Галахова. (1965). Материалы по морфологии группы *Angelicinae*. 1. Исследование анатомии плода *Angelica silvestris* L. как лектотипа *Angelica* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 1. — Тихомиров В. Н., М. Г. Пименов. (1963). Об идентичности *Angelica refracta* Fr. Schmidt и *A. genuflexa* Nutt. Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 2. М. — Тюрина Е. В. (1968). К карпологической характеристике сибирских видов рода *Peucedanum* L. Рефер. докл. Всес. межвуз. конф. по морф. раст. МГУ. — Федченко Б. А. (1915). Растительность Туркестана. — Шишкин Б. К. (1950а). Новые виды семейства зонтичных. Бот. мат. (Ленинград), 13. — Шишкин Б. К. (1950б). Зонтичные. Флора СССР. 16. — Шмальгаузен И. (1895). Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, 1. — Bieberstein M. (1819). Flora Taurico-Caucasica, 3. — Boissier E. (1856). Diagnoses plantarum novarum, ser. 2, 2, Lipsiae. — Boissier E. (1859). Diagnoses plantarum novarum, ser. 2, 6, Lipsiae. — Boissier E. (1872). Flora orientalis, 2. — Calestani V. (1905). Contributio alla Ombellifere d'Europa. Webbia, 1. — Cannon J. (1968). *Apiaceae*. Flora Europaea, 2. — De Candolle A. (1830). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 4. — Drude O. in: A. Engler. (1898). Die Natürliche Pflanzenfamilien, 3, 8. — Fischer F., L. Treviranus. (1819). Index seminum Horti Vratislava. — Halacsy E. (1901). Conspectus florae graecae, 1. — Hoffmann G. F. (1814). Genera umbelliferarum, ed. 1. — Hoffmann G. F. (1816). Genera umbelliferarum, ed. 2. — Janchen E. (1908). In Österreichische botanische Zeitschrift, 58. — Ledebour D. C. F. (1829). Flora altaica, 1. — Ledebour D. C. F. (1844). Flora Rossica, 2. — Linnè C. (1753). Species Plantarum. Holmiae. — Meyer C. A. (1831). Verzeichniss der Pflanzen, welche während der auf Allerhöchsten Befehl in den 1821 und 1830 unternommenen Reise in Caucasus und in der Provinzen am westlichen Ufer des Caspischen Meeres gefunden und eingesammelt worden sind. St. Peterburg. — Reichenbach H. G. (1832). Flora germanica excursoria. Lipsiae. — Tenore C. M. (1811—1815). Flora Napolitana, 1. — Willdenow C. L. (1801). In Neue Schriften der Geselschaft Naturforschen der Freunde in Berlin, 3. — Wolff H. (1910), in A. Engler. Das Pflanzenreich Regum vegetabilis Conspectus, 4, 228.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 I 1978.

SUMMARY

The article presents data on the anatomical study of fruit of some representatives of the genus *Trinia*, as well as *Rumia* and *Ledebouriella*. All the three genera with respect to the peculiarities of anatomical structure of pericarp form a closely related group. There

are however some substantial differences speaking in favour of distinguishing these genera. Among anatomical characters worth pointing out as generic ones is the presence of large costal extrafascicular secretorial receptacles of schizolysigenous type (along with the epithelium collaps, the transverse septs degenerate as well). It is the kind, and not the quantity of the receptacles that is a valuable diagnostic character at the specific level.

Among common structural features in all taxa studied one must mention the strictly three-layered structure of the pericarp, the presence of cells with chinked-reticular thickennings in the middle layer, the double vascular bundles in the primary and their absence in the secondary ribs and vallecules, the endosperm of orthospermal type. In each species all these structures possess their own peculiarities.

УДК 575.116.4 : 005 : 582.542.1 (470.6)

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ КАВКАЗА

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS AND TAXONOMY OF SOME GRASSES IN CAUCASUS

Сообщаются числа хромосом (2n) для 50 видов и подвидов злаков преимущественно из среднего и верхнего поясов гор Кавказа. Из них 18 таксонов изучены впервые. Самое большое число хромосом 2 n $\simeq$112 установлено здесь у *Helictotrichon armeniacum* (Schischk.) Grossh., наименьшее 2 n=4 — у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (Соколовская, Пробатова, 1977а). Внутривидовые хромосомные расы отмечены у *Koeleria albovii*, *K. luerssenii* s. l., *Helictotrichon adzharicum*, *Alopecurus armenus* и др. Полученные числа хромосом рассматриваются в связи с систематическим положением кавказских представителей родов *Alopecurus*, *Agrostis*, *Helictotrichon*, *Trisetum*, *Milium*, *Puccinellia*, *Festuca*.

Первые сведения о хромосомных числах злаков флоры Кавказа приведены А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948). В дальнейшем данные по отдельным видам злаков сообщаются в целом ряде работ (Тумаджанов и Беридзе, 1968; Погосян и др., 1969, 1971, 1972; Харадзе и др., 1973; Алексеев, 1974; Восканян, 1974; Погосян, 1974; Соколовская, Пробатова, 1974 а, б, и др.).

Нами в 1972 и 1975 гг. были исследованы в ряде районов Кавказа представители 58 родов злаков. Сбор материала и цитологические фиксации по Навашину выполнила Н. С. Пробатова в районах Кабардино-Балкарской, Северо-Осетинской, Чечено-Ингушской и Дагестанской АССР, Азербайджанской и Армянской ССР.[1]

Исследованные образцы растений хранятся во Владивостоке, в Гербарии Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра (ДВНЦ) АН СССР. Подсчет хромосомных чисел (2n) выполнила А. П. Соколовская; постоянные препараты сохраняются на кафедре ботаники Ленинградского государственного университета.[2]

Часть полученных данных по хромосомным числам злаков Кавказа нами опубликована (Соколовская, Пробатова, 1975, 1976а, 1977а, б; Пробатова, 1977). В настоящей работе мы приводим числа хромосом для кавказских представителей 23 родов злаков преимущественно из среднего и верхнего горных поясов Кавказа на основании изучения 113 цитологических образцов.

Первичные (в смысле Н. Н. Цвелева, 1969) диплоиды с 2n=14 (x=7) были установлены нами более чем в 20 родах злаков Кавказа (Соколовская, Пробатова, 1977в), но в среднем и верхнем горных поясах они относительно немногочисленны (например, *Alopecurus ponticus* C. Koch, *A. albovii* Tzvel., *Bellardiochloa polychroa* (Trautv.) Roshev., *Festuca ovina* L.,

[1] Здесь приведены также сведения о некоторых образцах злаков, исследованных ранее на Кавказе А. П. Соколовской.

[2] Авторы благодарят Е. Б. Алексеева (Москва), О. Н. Дубовик (Киев), В. Я. Нагалевского (Краснодар), Э. Г. Рудыка (Владивосток), Н. Г. Хорошайлова и Н. Н. Цвелева (Ленинград) за помощь в работе.

Briza elatior Sibth. et Smith и др.). Наибольшее число хромосом 2n∼112 установлено у *Helictotrichon armeniacum* (Schischk.) Grossh., впервые изученного нами в кариологическом отношении. Многие виды высокогорных злаков имеют тетра- и гексаплоидный наборы хромосом; в последнем случае несомненно аллополиплоидное (гибридное) происхождение таксонов (например, *Agrostis lazica* Bal., *Milium schmidtianum* C. Koch, *Koeleria albovii* Domin и др.).

Исключительный интерес представляет выявленное нами впервые у кавказского многолетнего высокогорного вида *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow наименьшее число хромосом 2n=4 (Соколовская, Пробатова, 1977а), которое было известно среди злаков только у однолетника-эфемера *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. (Цвелев и Жукова, 1974). *C. versicolor* является третьим случаем нахождения растений с наименьшим числом хромосом среди покрытосеменных.

При изучении кавказских представителей нами были выявлены наименьшие хромосомные числа в родах *Catabrosella* (Tzvel.) Tzvel. (2n=10), *Trisetum* Pers. (2n=12) и наибольшее — в роде *Milium* L.: 2n=42 (Соколовская, Пробатова, 1975; Пробатова, 1977).

Внутривидовые хромосомные расы обнаружены нами у *Koeleria albovii* (2n=28 и 42), *K. luerssenii* s. l. (2n=28, 42 и 56), *Helictotrichon adzharicum* (2n=14 и 28), *Alopecurus armenus* (2n=28 и 42), *Festuca varia* (2n=14 и 28). Это свидетельствует о процессах дифференциации данных таксонов, так как наличие нескольких хромосомных чисел в пределах вида у этих родов указывает на существование внутривидовых таксономических единиц.

Ниже сообщаем числа хромосом у исследованных нами образцов злаков и основные сведения о них. Впервые изученные таксоны отмечены звездочками. Фамилии коллекторов сокращены: Н. П. (Н. Пробатова), А. С. (А. Соколовская). Литературные ссылки даны преимущественно на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) в сокращении: ХЧЦР, 1969.

* *Agrostis lazica* Bal.

2n=42. Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2700 м над ур. м., горный луг, 28 VIII 1975, № 4320, Н. П.

* *Agrostis olympica* (Boiss.) Bor. ssp. *olympica*

2n=28. Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс 2800 м над ур. м., по ручью, 28 VIII 1975, № 4152, Н. П.

* *Agrostis planifolia* C. Koch

2n=28. Азербайджанская ССР, Исмаилийский р-н, 10 км от сел. Лагыч, гора Арагчин, выс. 1800 м над ур. м., слабокаменистая степь, 19 VIII 1975, № 4235, Н. П.; Армянская ССР: 1) Сисианский р-н, 6 км от сел. Ангехакот, отроги Зангезурского хребта, выс. 2110 м над ур. м., горная степь, 22 VIII 1975, № 4234, Н. П.; 2) окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2800 м над ур. м., горный луг, 28 VIII 1975, № 4154, Н. П.

Agrostis tenuis Sibth.

2n=28. Кабардино-Балкарская АССР, Баксанское ущелье, близ пос. Тегенекли, галечник р. Баксан, 1 VIII 1975, № 4080, Н. П.

(2n=28, 31—35, 41 — ХЧЦР, 1969).

* *Alopecurus albovii* Tzvel.

2n=14. Краснодарский край, Кавказский заповедник, склон горы Абаго, август 1975, № 4302, Л. Борисова.

Alopecurus armenus (C. Koch) Grossh.

2n=42. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Ремешин, выс. 2170 м над ур. м., горный склон, среди кустарников, 23 VIII 1975, № 4315, Н. П.

(2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1974а).

Alopecurus dasyanthus Trautv.

2n=28. Кабардино-Балкарская АССР, Баксанское ущелье, окр. пос. Чегет, склон горы Чегет, выс. 3050 м над ур. м., 1 VIII 1975, № 4083, Н. П.

(2n=14 — Погосян и др., 1971; 2n=56 — Стрелкова, 1938).

Alopecurus myosuroides Huds.

2n=14. Чечено-Ингушская АССР, дорога на перевал Харами, выс. 1550 м над ур. м., щебнистое русло пересохшего ручья, 7 VIII 1975, № 4109, Н. П.

2n=14 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Mehra, Sharma, 1977).

Alopecurus ponticus C. Koch

2n=14. Ставропольский край, Карачаево-Черкесская автоном. обл., Клухорское озеро, горный склон, выс. 2400 м над ур. м., альпийский луг, 8 IX 1974, № 3932, Н. Шеметова, М. Щербова; Кабардино-Балкарская АССР, Баксанское ущелье, окр. пос. Чегет, склон горы Чегет, выс. 3050 м над ур. м., у снежников, 1 VIII 1975, № 4082, Н. П.

(2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1974a).

Anthoxanthum odoratum L. ssp. *alpinum* (A. et D. Löve) B. Jones et Meld.

2n=10. Кавказ: 1) Эльбрус, дорога на гору Новый Кругозор, субальпийский луг, 18 VII 1938, № 130, А. С.; 2) гора Казбек, субальпийский луг, 9 VIII 1938, № 284, А. С.

(2n=10, 10+1—2B, 20—ХЧЦР, 1969).

Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl

2n=28. Дагестанская АССР, окр. аула Куруш, выс. 1750 м над ур. м., на склоне ущелья среди кустарников, 13 VIII 1975, № 4318, Н. П.; Армянская ССР, окр. г. Кировакана, горный склон, выс. 1800 м над ур. м., среди кустарников, 28 VIII 1975, № 4319, Н. П.

(2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=56 — Mehra, Sharma, 1975).

Bellardiochloa polychroa (Trautv.) Roshev.

2n=14. Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2800—2900 м над ур. м., мелкозлаковый горный луг, 28 VIII 1975, № 4158, Н. П.

(2n=14 — Восканян, 1974).

Bothriochloa ischaemum (L.) Keng

2n=40. Дагестанская АССР: 1) Ботлихский р-н, между аулами Муни и Харахи, горный склон, выс. 1200 м над ур. м., бородачевая степь, 8 VIII 1975, № 4117, Н. П.; 2) Хунзахский р-н, окр. сел. Амишти, каменистый склон, 8 VIII 1975, № 4149, Н. П.

(2n=40, 50, 60 — ХЧЦР, 1969).

Briza elatior Sibth. et Smith

2n=14. Кабардино-Балкарская АССР, окр. сел. Гунделен, суходольный луг, 1 VIII 1975, № 4223, Н. П.; Чечено-Ингушская АССР, окр. сел. Первомайское, разнотравно-злаковый луг, 6 VIII 1975, № 4222, Н. П.; Дагестанская АССР, Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, у верхней границы леса, 17 VII 1975, № 4064, Н. П.; Азербайджанская ССР: 1) Исмаилийский р-н, 10 км от сел. Лагыч, склон горы Арагчин, выс. 1860 м над ур. м., каменистая степь, 19 VIII 1975, № 4220, Н. П.; 2) Шемахинский р-н, Пиркулинский заповедник, лесная поляна, 19 VIII 1975, № 4221, Н. П.

(2n=14+1—3B — Авдулов, 1928, 1931).

Briza marcowiczii Woronow

2n=14. Кавказ: 1) Приэльбрусье, гора Старый Кругозор, выс. 3600 м над ур. м., на скалах, 16 VII 1938, № 110, А. С.; 2) Юго-Осетия, у метеостанции Горно-лугового стационара АН ГрузССР, выс. 3200 м над ур. м., альпийский луг, 3 VIII 1938, № 231, А. С.

(2n=14 — Тумаджанов, Беридзе, 1968).

Cleistogenes bulgarica (Bornm.) Keng

2n=40. Дагестанская АССР, Хунзахский р-н, окр. сел. Амишти, горный склон, на скале, 8 VIII 1975, № 4112, Н. П.

(2n=40 — Kožuharov, Petrova, 1974).

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. ssp. *caespitosa*

2n=26. Дагестанская АССР, окр. аула Куруш, выс. 1750 м над ур. м., в ущелье, галечник ручья, 13 VIII 1975, № 4126, Н. П.[3]

[3] У исследованного образца были необычно крупные (до 6.5 мм дл.) колоски, часть которых видоизменена в листовые почки (вивипария).

D. caespitosa: 2n=24, 26, 27, 28 — ХЧЦР, 1969).

Elymus buschianus (Roshev.) Tzvel.

2n=28. Кавказ, Юго-Осетия, Средне-Ерманское ущелье, выс. около 3000 м над ур. м., среди рододендрона по ручью, 3 VIII 1938, № 164, А. С.

* *Elymus caucasicus* (C. Koch) Tzvel.

2n=28. Азербайджанская ССР, Шемахинский р-н, Пиркулинский заповедник, выс. 1450 м над ур. м., буково-грабовый лес с пихтой Нордманна, 19 VIII 1975, № 4275, Н. П.

* *Elymus uralensis* (Nevski) Tzvel. ssp. *prokudinii* (Sered.) Tzvel.

2n=28. Чечено-Ингушская АССР, окр. сел. Харачой, дорога к перевалу Харами, выс. 1350 м над ур. м., щебнистый склон, 7 VIII 1975, № 4104, Н. П.

* *Elytrigia gracillima* (Nevski) Nevski

2n=28. Дагестанская АССР, Хунзахский р-н, окр. сел. Амишти, горный склон, на скалах, 8 VIII 1975, № 4118, Н. П.

Elytrigia intermedia (Host) Nevski ssp. *trichophora* (Link) A. et D. Löve.

2n=42. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Биченах, выс. 2160 м над ур. м., горный склон, 22 VIII 1975, № 4278, Н. П.

(2n=28, 42 — ХЧЦР, 1969).

* *Elytrigia tauri* (Boiss. et Bal.) Tzvel. ssp. *pertenuis* (C. A. Mey.) Tzvel.

2n=28. Дагестанская АССР, Гунибский р-н, окр. сел. Харти-Куни, у перевала, 16 VII 1975, № 4058, Н. П.

Festuca gigantea (L.) Vill.

2n=42. Кабардино-Балкарская АССР, окр. Нальчика близ сел. Белая Речка, буково-грабовый лес, 30 VII 1975, № 4166, Н. П.; Чечено-Ингушская АССР в районе сел. Нижний Алкун. Чечено-Ингушский государственный заказник, опушка горного леса, 6 VIII 1975, № 4169, Н. П.; Армянская ССР, окр. г. Кировакана, горный склон, выс. 1850 м над ур. м., среди кустарников, 28 VIII 1976, № 4168, Н. П.

(2n=42 — ХЧЦР, 1969).

Festuca ovina L.

2n=14. Ставропольский край, Карачаево-Черкесская автоном. обл., Клухорское озеро, выс. 2800 м над ур. м., каменистая грива озерной впадины, 8 IX 1974, № 3934, Н. Шеметова, М. Щербова; Кабардино-Балкарская АССР: 1) Баксанское ущелье, окр. пос. Чегет, склон горы Чегет, выс. 2800 м над ур. м., 1 VIII 1975, № 4084, Н. П.; 2) долина р. Терскол, выс. 2500 м над ур. м., субальпийский луг, 12 VII 1938, № 4, А. С.;[4] Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2700—2800 м над ур. м., 28 VIII 1975, № 4151, Н. П.; Кавказ, Юго-Осетия, Средне-Ерманское ущелье, субальпийский луг, 1 VIII 1938, № 198, А. С.

(2n=14, 21, 28, 35—36, 42, 49, 56, 70 — ХЧЦР, 1969).

Festuca varia Haenke ssp. *woronowii* (Hack.) Tzvel.

2n=14. Кабардино-Балкарская АССР: 1) Баксанское ущелье, окр. сел. Азау, горный склон, выс. 3000 м над ур. м., у скалы Старый Кругозор, 1 VIII 1975, № 4089, Н. П.; 2) склон горы Старый Кругозор, выс. 3200 м над ур. м., альпийский луг 15 VII 1938, № 78, А. С.; Дагестанская АССР, Гунибский р-н, окр. сел. Харти-Куни, горный склон, у перевала, 16 VII 1975, № 4059, Н. П.; Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2800—2900 м над ур. м., субальпийский луг, 28 VIII 1975, № 4164, Н. П.; Кавказ, Юго-Осетия, Средне-Ерманское ущелье, выс. 2500 м над ур. м., субальпийский луг, 3 VIII 1938, № 233, А. С.

2n=28. Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская автоном. обл., в районе сел. Лысогор, горный массив Турш-су, выс. 2100 м над ур. м., горный луг 21 VIII 1975, № 4137, Н. П.

---

[4] Этот образец был ошибочно определен как *Festuca duriuscula* (Соколовская, Стрелкова, 1948). В действительности он принадлежит к *F. ovina* ssp. *ovina.*

(*F. varia*: 2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969; Rougeot, 1974; 2n=14 — Харадзе и др., 1973).

Glyceria plicata (Fries) Fries

2n=40. Армянская ССР, Сисианский р-н, близ. сел. Ангехакот, выс. 1760 м над ур. м., илистая старица р. Воротан, 22 VIII 1975, № 4141, Н. П.

(2n=28, 40 — ХЧЦР, 1969; 2n=40 — Соколовская, Пробатова, 1976б).

Helictotrichon adzharicum (Albov) Grossh.

2n=14. Ставропольский край, Карачаево-Черкесская автоном. обл., Клухорское озеро, выс. 2800 м над ур. м., каменистая грива озерной впадины, 8 IX 1974, № 3933, Н. Шеметова, М. Щербова; Чечено-Ингушская АССР, близ перевала Харами, выс. 1780 м над ур. м., субальпийский луг, 7 VIII 1975, № 4129, Н. П.; Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская автоном. обл., в районе сел. Лысогор, горный массив Турш-су, выс. 2100 м над ур. м., горный луг, 21 VIII 1975, № 4138, Н. П.; Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2700—2800 м над ур. м., 28 VIII 1975, № 4157, Н. П.

(2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1975).

* *Helictotrichon armeniacum* (Schischk.) Grossh.

2n≃112. Кабардино-Балкарская АССР, окр. сел. Гунделен, выс. 1150 м над ур. м., суходольный луг на плато у р. Гунделен (басс. р. Терек), 1 VIII 1975, № 4098, Н. П.; Азербайджанская ССР, Исмаилийский р-н, 10 км от сел. Лагыч, гора Арагчин, выс. 1860 м над ур. м., каменистая степь, 19 VIII 1975, № 4316, Н. П.

Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.

2n=14. Дагестанская АССР, Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, выс. 1800 м над ур. м., горный склон, среди кустарников, 17 VII 1975, № 4065, Н. П.; Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская автоном. обл., Шушинский р-н, выс. 2100 м над ур. м., в районе сел. Лысогор, массив Турш-су, горный луг, 21 VIII 1975, № 4317, Н. П.

(2n=14—ХЧЦР, 1969).

Holcus lanatus L.

2n=14. Кабардино-Балкарская АССР, окр. сел. Гунделен, выс. 1150 м над ур. м., берег р. Гунделен (басс. р. Терек), 1 VIII 1975, № 4079, Н. П.

(2n=14, 14+1—2В—ХЧЦР, 1969).

Hordelymus europaeus (L.) Harz.

2n=28. Азербайджанская ССР, Шемахинский р-н, Пиркулинский заповедник, грабово-буковый лес, 19 VIII 1975, № 4186, Н. П.

(2n=28—ХЧЦР, 1969).

* *Koeleria albovii* Domin

2n=28. Армянская ССР: 1) окр. г. Кировакана, горный склон, выс. 2300 м над ур. м., субальпийский луг, 28 VIII 1975, № 4225, Н. П.; 2) окр. г. Раздан, выс. 1900 м над ур. м., остепненный луг на склоне 25 VIII 1975, № 4226, Н. П.

2n=42. Азербайджанская ССР, Кусарский р-н, близ сел. Курун, выс. 1750 м над ур. м., горный луг, 16 VIII 1975, № 4135, Н. П.; Армянская ССР: 1) Красносельский р-н, окр. сел. Семеновка, выс. 2160 м над ур. м., каменистая степь, 27 VIII 1975, № 4149, Н. П.; 2) окр. г. Кировакана, горный склон, выс. 2300 м над ур. м., субальпийский луг, 28 VIII 1975, № 4159, Н. П.

Koeleria luerssenii (Domin) Domin s. l.

* ssp. *grossheimiana* Tzvel.

2n=28. Кабардино-Балкарская АССР, 5 км выше сел. Верхняя Балкария по долине р. Черек-Балкарский, суходольный луг, 3 VIII 1975, № 4095, Н. П.; Дагестанская АССР, Хунзахский р-н, окр. сел. Амишти, горный склон, на каменистых обнажениях, 8 VIII 1975, № 4115, Н. П.

ssp. *luerssenii*

2n=42. Кабардино-Балкарская АССР, окр. сел. Гунделен, суходольный луг на плато, 1 VIII 1975, № 4227, Н. П.; Чечено-Ингушская АССР,

перевал Харами, выс. 2100 м над ур. м., осыпи на склоне, 7 VIII 1975, № 4106, Н. П.

(2n=56 — Соколовская, Пробатова, 1975).

Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur. ssp. *montana* (L.) Tzvel.

(*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. var. *montana* (L.) Gremli).

2n=28. Северо-Осетинская АССР, урочище Цей, Северо-Осетинский заповедник, поляна в сосновом лесу на склоне, 4 VIII 1975, № 4090, Н.П.

(2n=28 — Knaben, Engelskjön, 1967).

* *Milium vernale* Bieb. ssp. *intermedium* Probat.

2n=18. Краснодарский край, Анапский р-н, луг в окр. Малого Утриша, 16 V 1974, № 4508, О. Дубовик.

Nardus stricta L.

2n=26. Армянская ССР, окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2700 м над ур. м., белоусник, 28 VIII 1975, № 4150, Н. П.

(2n=24—25, 26, 28, 30 — ХЧЦР, 1969).

Phleum montanum C. Koch

2n=14. Кабардино-Балкарская АССР, 5 км выше сел. Верхняя Балкария по долине р. Черек-Балкарский, суходольный луг, 3 VIII 1975, № 4096, Н. П.; Дагестанская АССР, Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, опушка леса, 17 VII 1975, № 4063, Н. П.

(2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969).

Puccinellia distans (Jacq.) Parl. ssp. *distans*

2n=42. Кабардино-Балкарская АССР, Баксанское ущелье, склон горы Чегет в районе пос. Чегет, выс. 2800 м над ур. м., 1 VIII 1975, № 4087, Н. П.; Дагестанская АССР, Унцукульский р-н, окр. сел. Пишлик, обочина горной дороги, 9 VIII 1975, № 4113, Н. П.

(2n=28, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Соколовская, Пробатова, 1975, 1977 г).

Puccinellia gigantea (Grossh.) Grossh. ssp. *gigantea*.

2n=14. Краснодарский край: 1) Таманский п-ов, окр. станицы Благовещенская, берег лимана Витязевский, 2 VII 1973, № 3835, В. Нагалевский; 2) там же, северная прибрежная часть лимана Витязевский, 2 VII 1973, № 3836, В. Нагалевский; 3) там же, № 3838, В. Нагалевский; 4) Таманский п-ов, 12 км к ЮЗ от станицы Сенная, побережье Таманского залива, мокрые солончаки, 16 VI 1973, № 3837, В. Нагалевский; 5) ЮЗ часть Таманского п-ова, Кизил-Ташский лиман, литоральная полоса, 1 VII 1973, № 3839, В. Нагалевский; Дагестанская АССР: 1) окр. г. Махачкала, засоленная песчаная приморская равнина, 10 VIII 1975, № 4204, Н. П.; 2) Буйнакский р-н, окр. ж.-д. станции Кумтор-Кала, р. Шура-Озень, глинистые отмели, 13 VII 1975, № 4050, Н. П.; 3) там же, 13 VII 1975, №4052, Н. П.

(2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1975).

Puccinellia poecilantha (C. Koch) Grossh.

2n=28. Ставропольский край: 1) 10 км от г. Пятигорска в сторону Нальчика, оз. Большое Тамбуканское, в засоленной прибрежной полосе, 11 VII 1973, № 3841, В. Нагалевский; 2) Ю берег оз. Большое Тамбуканское, 9 VII 1973, № 3840, В. Нагалевский.

(2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1975).

* *Puccinellia sevangensis* Grossh.

2n=42. Армянская ССР: 1) С берег оз. Севан, окр. г. Севан, песчаный пляж, 25 VIII 1975, № 4143, Н. П.; 2) Ю берег оз. Севан, на границе Мартунинского р-на и района им. Камо, песчаный берег, 26 VIII 1975, № 4144, Н. П.: 3) В берег оз. Севан, Красносельский р-н, 10 км к ЮВ от сел. Артаниш, песчаный берег озера, 27 VIII 1975, № 4145, Н. П.; 4) окр. сел. Шоржа, каменистый берег оз. Севан, 27 VIII 1975, № 4146, Н. П.

* *Trisetum buschianum* Sered.

2n=28. Северо-Осетинская АССР, окр. сел. Верхний Цей, Северо-Осетинский заповедник, выс. 1647 м над ур. м., кустарниковые заросли, 4 VIII 1975, № 4323, Н. П.

Trisetum flavescens (L.) Beauv. ssp. *flavescens*.

2n=24. Кабардино-Балкарская АССР, окр. сел. Гунделен, суходольный луг по р. Гунделен (басс. р. Терек) выс. 1150 м над ур. м., 1 VIII 1975, № 4097, Н. П.; Чечено-Ингушская АССР: 1) окр. сел. Первомайское, разнотравно-злаковый луг, 6 VIII 1975, № 4311, Н. П. 2) окр. сел. Мужичи, горный склон, разнотравно-злаковый луг, 6 VIII 1975, № 4314, Н. П.; Азербайджанская ССР: 1) Нагорно-Карабахская автоном. обл., в районе сел. Лысогор, горный массив Турш-су, выс. 2100 м над ур. м., разнотравно-злаковый луг, 21 VIII 1975, № 4139, Н. П.; 2) Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, окр. сел. Биченах, выс. 2160 м над ур. м., горный склон, 22 VIII 1975, № 4312, Н. П.; Армянская ССР: 1) окр. г. Кировакана, горный склон, выс. 1840 м над ур. м., опушка леса, среди кустарников, 28 VIII 1975, № 4307, Н. П.; 2) Красносельский р-н, окр. сел. Семеновка, выс. 2160 м над ур. м., горный луг, 27 VIII 1975, № 4308, Н. П.; 3) окр. пос. Мартуни, выс. 2200 м над ур. м., балка, высокотравный луг, 26 VIII 1975, № 4310, Н. П.; 4) окр. г. Раздан, горный склон, выс. 1900 м над ур. м., среди кустарников, 25 VIII 1975, № 4306, Н. П.; 5) Сисианский р-н, 6 км от сел. Ангехакот, отроги Зангезурского хребта, горный склон, выс. 2110 м над ур. м., 22 VIII 1975, № 4142, Н. П.

(2n=24, 28 — ХЧЦР, 1969).

Trisetum parvispiculatum (Tzvel.) Probat.

2n=12. Дагестанская АССР, Табасаринский р-н, между сел. Марага и Хагиш по дороге в Хучни, поляна в дубовом лесу, 24 VI 1961, № 4527 (1728), Н. Цвелев; Азербайджанская ССР: 1) Кусарский р-н, окр. сел. Зинданмуруг, терраса р. Кусар-чай, луг, 14 VIII 1975, № 4132, Н. П.; 2) Исмаилийский р-н, 10 км от сел. Лагыч, склон горы Арагчин, выс. около 1800 м над ур. м., кустарниковые заросли, 19 VIII 1975, № 4313, Н. П.

(2n=12 — Соколовская, Пробатова, 1975).

**Trisetum rigidum* (Bieb.) Roem. et Schult. ssp. *rigidum*

2n=28. Чечено-Ингушская АССР, окр. сел. Харачой, на пути к перевалу Харами, щебнистый склон, на осыпи, 8 VIII 1975, № 4116, Н. П.; Дагестанская АССР: 1) Левашинский р-н, окр. сел. Хаджал-Махи, горный склон, щебнистая осыпь, 16 VII 1975, № 4067, Н. П.; 2) окр. аула Куруш, выс. 1750 м над ур. м., галечник ручья в ущелье, 13 VIII 1975, № 4120, Н. П.; 3) Хунзахский р-н, окр. сел. Амишти, горный склон, глинисто-щебнистая осыпь, 8 VIII 1975, № 4305, Н. П.; 4) окр. г. Махачкала, склон горы Тарки-Тау, шибляк, 15 VII 1975, № 4053, Н. П.; 5) Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, горный склон, на осыпи, 17 VII 1975, № 4066, Н. П.; Кабардино-Балкарская АССР, ущелье в 6 км ниже сел. Верхняя Балкария, на осыпи, 3 VIII 1975, № 4131, Н. П.

* *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. ssp. *ovatipaniculatum* Hult.

2n=28. Северо-Осетинская АССР, Алагирский р-н, морена Сказского ледника, выс. 3150 м над ур. м., 20 VIII 1976, № 4567, Н. Поливцев.

* *Trisetum transcaucasicum* Sered.

2n=28. Азербайджанская ССР, Исмаилийский р-н, 10 км от сел. Лагыч, склон горы Арагчин, выс. 1860 м над ур. м., каменистая степь, 19 VIII 1975, № 4303 Н. П.

* *Trisetum turcicum* Chrtek

2n=28. Армянская ССР, окр. г. Раздан, выс. 1900 м над ур. м., горный склон, среди кустарников, 25 VIII 1975, № 4309, Н. П.

Число хромосом как один из основных признаков кариотипа имеет большое значение для установления происхождения отдельных таксонов и их взаимоотношений в пределах рода, а также для выявления путей эволюционного процесса в различных филетических линиях.

Рассмотрим полученные числа хромосом в связи с систематическим положением некоторых таксонов.

Alopecurus L. В горах Кавказа наблюдается большое разнообразие видов из секции *Colobachne* (Beauv.) Griseb.: эта группа представлена видами, сохранившими примитивные признаки, которые сближают род *Alopecurus* с родом *Phleum* L. Виды секции распространены преимущественно в горах Кавказа, а также в Крыму, в Малой Азии, отчасти

в горах Средней Азии и Гималаях. Ареалы их относительно небольшие. В секции *Colobachne* имеются диплоидные виды — обитатели высокогорий, малохарактерные для рода *Alopecurus* (Соколовская, Пробатова, 1974а). Диплоид *A. albovii* (2n=14) и генетически связанные с ним виды — тетраплоид *A. dasyanthus* (2n=28) и гексаплоид *A. glacialis* C. Koch (2n=42) — являются преимущественно эндемиками Большого Кавказа. Все виды секции *Colobachne* обитают на высокогорьях, однако диплоидные ее виды встречаются у нас лишь на Кавказе. В других районах, напротив, высокогорные представители рода имеют высокополиплоидные числа хромосом, как, например, *A. alpinus* Smith s. l. и *A. stejnegeri* Vasey в горных районах Дальнего Востока (2n≈120). Можно предположить, что Кавказ является одним из древних центров развития рода. Представитель секции *Alopecurus* — *A. armenus* (*A. arundinaceus* ssp. *armenus*) — ранее был известен как тетраплоид с 2n=28 (Соколовская, Пробатова, 1974а). Однако в настоящее время нами у этого вида выявлено также гексаплоидное число хромосом 2n=42. У образца № 4315 из Нахичеванской АССР колосковые чешуи не всегда явно расходящиеся, что наблюдается также у некоторых других видов этой секции, например у *A. stejnegeri*. Представители рода *Alopecurus* характеризуются стабильными числами хромосом, так что наличие двух рас в пределах *A. armenus* требует дальнейшего изучения кавказских популяций вида.

Agrostis L. Из четырех секций рода наименее изучена в кариологическом отношении высокогорная секция *Pentatherum* (Náběl.) Tzvel. с признаками рода *Calamagrostis*. Виды секции в СССР встречаются в горах Кавказа и Средней Азии. Из кавказских ее представителей нами исследован *A. olympica* (Boiss.) Bor. ssp. *olympica*. У типового подвида, как и у изученного ранее в Средней Азии подвида ssp. *agrostidiformis* (Roshev.) Tzvel. (Соколовская, Пробатова, 1975), установлено тетраплоидное число хромосом 2n=28. Интерес представляет также впервые изученный высокогорный представитель секции *Agrostis* кавказско-малоазиатский *A. lazica* Bal. с 2n=42. Судя по числу хромосом, вполне вероятно предположение Н. Н. Цвелева (1976) о гибридном характере этого таксона при участии *A. olympica* s. l. и *A. vinealis* Schreb. s. l. из секции *Agraulus* (Beauv.) Tzvel. В роде *Agrostis* встречаются межсекционные спонтанные гибриды и гибридогенные виды. Все виды секции *Agraulus* имеют относительно низкие уровни плоидности: ди- и тетраплоиды (Соколовская, Пробатова, 1974б). Последнее подтвердилось также при изучении кавказского высокогорного представителя этой секции *A. planifolia* C. Koch с 2n=28. Тетраплоидный (а возможно, также и гексаплоидный) уровень, очевидно, является эволюционно оптимальным, позволяющим видам рода вступать в дальнейшие гибридизационные отношения. У образцов *A. planifolia* № 4234 (Армения) и № 4235 (Азербайджан) ости не всегда развиты и из колосков почти не выступают. Безостая форма встречается также у близкого 28-хромосомного вида *A. trinii* Turcz., исследовавшегося нами на Дальнем Востоке.

Helictotrichon Bess. Кавказские представители рода в последнее время нередко рассматриваются в составе особого рода *Avenula* (Dumort.), Dumort. (*Avenochloa* Holub). Вполне вероятно, что эта группа видов представляет самостоятельную эволюционную линию, где имеются как диплоидные виды, так и полиплоиды очень высокого уровня (Соколовская, Пробатова, 1975). У эндемичного вида *H. adzharicum*, обитающего в среднем и верхнем поясах гор Кавказа, нами было неожиданно установлено два числа хромосом: 2n=14 и 28, причем наиболее обычной оказалась диплоидная раса вида. Исследованные образцы растений с различными числами хромосом не различались по основным морфологическим признакам (размеры колосков и нижних цветковых чешуй самого нижнего в колоске цветка, длина пыльников, и др.). У образцов №№ 4129 и 4157 нижние членики оси колоска нередко по всей длине волосистые, что приближает эти образцы к *H. versicolor* (Vill.) Pilg., отсутствующему на Кавказе. Для видов *Helictotrichon* s. l. внутривидовые хромосомные расы

не характерны, так что вполне возможно, что эти различные числа хромосом принадлежат еще не известным таксонам.

Trisetum Pers. На Кавказе представлены все три секции рода, в особенности кавказско-переднеазиатская секция *Rigida* Chrtek. Виды этой полиморфной группы — *T. rigidum* s. l., *T. transcaucasicum*, *T. buschianum*, изученные впервые в кариологическом отношении, имеют тетраплоидный набор хромосом: 2n=28. В этом смысле секция *Rigida* напоминает предположительно гибридогенную секцию *Trisetaera* (Aschers. et Graebn.) Holub, представленную на Кавказе единственным подвидом широко распространенного вида *T. spicatum* ssp. *ovatipaniculatum* (2n=28). Вполне вероятно, что обе эти секции имеют гибридное происхождение, так как диплоиды у них не известны (Соколовская, Пробатова, 1975). Напротив, диплоидные виды широко представлены в типовой секции *Trisetum*. При исследовании ее кавказских представителей (*T. flavescens*, *T. parvispiculatum*, *T. turcicum*) подтвердилось существование в этой группе двух основных чисел хромосом (x) — 6 и 7, соответствующих двум самостоятельным направлениям эволюции. *T. parvispiculatum* (2n=12), по-видимому, является предковым видом для широко распространенного тетраплоидного таксона *T. flavescens* (2n=24). Отсюда вполне естественно, что *T. flavescens* имеет более широкое распространение и обнаруживает бóльшую экологическую пластичность, занимая, в частности, более высокогорные местообитания. Тенденция к снижению основного числа хромосом от 7 до 6 наблюдается также у некототых близких к *Trisetum* родов злаков.

Milium L. В горах Кавказа встречается наиболее высокополиплоидный представитель рода — обитатель субальпийских лугов и кустарниковых зарослей, кавказско-малоазиатский вид *M. schmidtianum* C. Koch с 2n=42 (Пробатова, 1977). Вместе с тетраплоидом *M. effusum* L. он относится к типовой секции рода *Milium*, третий вид которой — *M. transcaucasicum* Tzvel. — еще не изучен в отношении числа хромосом. Однолетний представитель рода *M. vernale* Bieb. s. l. являет собой уникальный для злаков пример различных основных чисел хромосом (x=4, 5, 7 и 9) в разных частях ареала вида. Мы установили, что в восточных районах Кавказа обитает наиболее древний член этого небольшого, но весьма интересного в кариосистематическом отношении рода — 14-хромосомный подвид *M. vernale* ssp. *alexeenkoi* (Tzvel.) Probat. (Пробатова, 1977). Однако в большинстве районов Кавказа, по-видимому, распространен не этот, а 10-хромосомный типовой подвид ssp. *vernale*;[5] крупноколосковые же экземпляры (например, из окрестностей сел. Мегри в южной Армении) принадлежат скорее всего к подвиду ssp. *intermedium* Probat., распространенному в Европе, Малой Азии и Северной Африке. Мы относим к этому подвиду также крупноколосковый образец из окр. Анапы (№ 4508). Это — еще один 18-хромосомный (и возможно, гибридогенный) подвид *M. vernale* s. l. До последнего времени были известны только 18-хромосомные популяции из Копетдага и Памиро-Алая, которые мы относим к ssp. *tzvelevii* Probat. Представители рода *Milium* на Кавказе заслуживают дальнейшего изучения в связи с необходимостью решения проблемы кариологической дифференциации рода.

Puccinellia Parl. Два близких вида — диплоид *P. gigantea* (2n=14) и тетраплоид *P. poecilantha* (2n=28) — принадлежат к древнесредиземноморской галофильной секции *Xeratropis*. В этой группе рода, относительно более специализированной, имеется немало видов — первичных диплоидов (например, *P. gigantea*, *P. tenuissima* Litv. ex Krecz., *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.). Почти все исследованные нами образцы *P. gigantea* ssp. *gigantea* из Краснодарского края по морфологическим признакам в различной степени уклоняются к *P. poecilantha* (№№ 3835, 3837, 3838, 3839) или к другим близким видам, например к *P. dolicholepis* Krecz. (№ 3836). Так, большинство наших образцов *P. gigantea* имеет сравни-

[5] Хромосомное число ssp. *vernale* было исследовано за пределами Кавказа.

тельно обильно волосистые цветковые чешуи (подобно *P. poecilantha*), а листовые пластинки сверху по жилкам густо покрыты шипиками; у образцов №№ 3836 и 3837 нижние цветковые чешуи более крупные, до 2.8 мм дл. (уклоняются к *P. dolicholepis*). При этом у всех образцов обнаружено одно и то же диплоидное число хромосом 2n=14. С другой стороны, у образца *P. poecilantha* № 3840 цветковые чешуи довольно слабо опушены, что может рассматриваться как уклонение к *P. gigantea*. Все это свидетельствует о сложных взаимоотношениях северокавказских популяций различных видов секции *Xeratropis*. Для многих видов этого родства (в том числе и для *P. dolicholepis* s. l.) хромосомные числа все еще не известны. Два других исследованных нами вида — *P. distans* и близкородственный ему *P. sevangensis* — принадлежат к почти не галофильной секции *Puccinellia*. Многие полиплоидные виды этой секции имеют несомненно гибридное происхождение, что можно предположить также для *P. sevangensis* и *P. distans* на основании гексаплоидного числа хромосом 2n=42. *P. sevangensis* — массовый вид песков и галечников побережий оз. Севан — впервые изучен в кариологическом отношении. Исследование кавказских образцов очень широко распространенного вида *P. distans* снова подтверждает наше заключение о том, что этому виду свойственно лишь гексаплоидное число хромосом 2n=42 (Соколовская, Пробатова, 1975, 1977в).

Festuca L. В пределах очень полиморфного комплекса *F. varia* Haenke s. l. во Французских Альпах, как известно, было установлено три цитотипа: 2n=14, 28 и 42. При этом отмечалось отсутствие четких различий между ними, как морфологических, так и экологических, что объяснялось сравнительно недавним происхождением полиплоидов (Bidault, Rougeot, 1973; Rougeot, 1974). В горах Франции наиболее обычной является 28-хромосомная раса *F. varia* s. l., а диплоидная раса встречается в более умеренных и более восточных районах (Rougeot, 1974). Этот вид представлен в СССР, по Цвелеву (1976), двумя подвидами; из них на Кавказе встречается ssp. *woronowii* (*F. woronowii* Hack.). Исследование кавказских образцов показало, что в пределах ssp. *woronowii* также существуют две хромосомные расы (2n=14 и 28), но наиболее обычной здесь является диплоидная раса (с 2n=14). Наличие хромосомных рас у представителей рода *Festuca* указывает на дифференциацию таксона. Необходимы более многочисленные кариологические исследования *F. varia* ssp. *woronowii* в районах Кавказа. Большинство изученных нами кавказских образцов *F. ovina* (например, №№ 198, 3934, 4151) относятся к подвиду ssp. *ruprechtii* (Boiss.) Tzvel. с гладкими снаружи пластинками листьев. Наши исследования *F. ovina* s. l. в самых различных районах СССР неизменно выявляют единственно правильное для этого вида диплоидное число хромосом 2n=14.

Кариологическое исследование подтверждает обоснованность выделения четырех небольших родов, представленных во флоре Кавказа и обычно объединявшихся под названием *Colpodium* Trin.: *Paracolpodium*, *Catabrosella*, *Hyalopoa* и *Colpodium* s. str. (Цвелев, 1964, 1976). Из данных морфолого-анатомического исследования также следует, что эти роды не связаны между собою близким родством, а представляют самостоятельные направления эволюции в пределах подтрибы *Poinae* (Пробатова, 1978; Соколовская, Пробатова, 1977а). Основные числа хромосом (x) равны: у *Colpodium* s. str. — 2, у *Paracolpodium* и *Hyalopoa* — 7 (как и у большинства родов трибы *Poeae*), у *Catabrosella* — 5 подобно роду *Catabrosa*. Однако для некоторых видов рода *Catabrosella* в литературе приводятся также числа хромосом, кратные 6, 7 и 9, что нуждается в дополнительных подтверждениях. Систематическое положение обособленного вида *Catabrosella araratica* (Lipsky) Tzvel. (2n=42, Погосян и др., 1972) требует уточнения. Результаты кариологического исследования не только подтверждают гетерогенность рода *Colpodium* в его прежнем, широком понимании, но также показывают обособленное положение рода *Colpodium* s. str. в трибе *Poeae* и связи его с родом *Zingeria* P. Smirn. из трибы *Aveneae*.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов А. Н. (1928). Систематическая кариология семейства *Gramineae*. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников, 1. — Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаков. Тр. прикл. бот., ген., сел., Прилож. 44. — Алексеев Е. Б. (1974). Хромосомные числа некоторых овсяниц. Вестн. МГУ, биол., почвовед., 4. — Восканян В. Е. (1974). Экология и числа хромосом некоторых видов высокогорных растений горы Арагац. Биол. ж. Армении, 27, 6. — Погосян А. И. (1974). Числа хромосом некоторых видов цветковых растений флоры горного массива Арагац. Цитология и генетика (Киев), 8, 5. — Погосян А. И., С. Г. Наринян, В. Е. Восканян. (1969). К карио-географическому изучению флоры горного массива Арагац. Биол. ж. Армении, 22, 10. — Погосян А. И., С. Г. Наринян, В. Е. Восканян. (1971). Материалы к карио-географическому изучению флоры массива Арагац. Биол. ж. Армении, 24, 11. — Погосян А. И., С. Г. Наринян, В. Е. Восканян. (1972). К карио-географическому изучению некоторых эдификаторов сообществ верхней части альпийского пояса массива Арагац. Биол. ж. Армении, 25, 9. — Пробатова Н. С. (1976). К филогении злаков подтрибы *Poinae* Stapf. В кн.: Материалы 5-го Моск. совещ. по филогении растений. М. — Пробатова Н. С. (1977). К систематике рода *Milium* L. (*Poaceae*). В кн.: Нов. сист. высш. раст., 14. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1974а). Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1974б). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Agrostis* L. Бот. ж., 59, 9. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1976а). К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*). Бот. ж., 61, 7. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1976б). Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1977а). О наименьшем числе хромосом (2n=4) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (*Poaceae*). Бот. ж., 62, 2. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1977б). К кариологическому изучению рода вейник *Calamagrostis* Adans. в СССР (*Poaceae*). Бот. ж., 62, 9. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1977в). Кариологическое исследование злаков Кавказа. В кн.: Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. VII Всесоюзн. совещ. по вопросам изуч. и освоен. флоры и растит. высокогорий, Новосибирск. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1977 г). Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока. Бот. ж., 62, 8. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. Учен. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 66. — Стрелкова О. С. (1938). Карио-систематический очерк рода *Alopecurus* L. Тр. Петергофск. биол. инст., 16. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе. (1968). К карио-географическому изучению представителей верхнеальпийской адниватьной флоры Большого Кавказа. Бот. ж., 53, 1. — Харадзе А. Л., З. И. Гвинианидзе, М. Т. Давлианидзе. (1973). К кариологическому изучению субнивального флористического комплекса. 1. Заметки по системат. и геогр. раст. АН ГрузССР, 30. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1964). О роде *Colpodium* Trin. В кн.: Нов. сист. высш. раст., Л. — Цвелев Н. Н. (1969). Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*). Бот. ж. 54, 3. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Цвелев Н. Н., П. Г. Жукова. (1974). О наименьшем основном числе хромосом в семействе злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 59, 2. — Bidault M., M.-C. Rougeot. (1973). A propos de la systématique et des cytotypes français de *Festuca varia* Haenke s. l. Compt. rend. Soc. biol., 167, 12. — Knaben G., T. Engelskjön. (1967). Chromosome numbers of Scandinavian Arctic-alpine plant species. II. Acta Borealia, A. Scientia, 21. — Kožuharov S. I., A. V. Petrova. (1974). Cytotaxonomic study on *Poaceae*, 6. Compt. rend. Acad. Sci. Bulgarie, 27, 7. — Mehra P. N., M. L. Sharma. (1975). Cytological studies in some Central and Eastern Himalayan grasses. III. The *Agrostideae*, *Aveneae*, *Brachypodieae*, *Bromeae*, *Festuceae*, *Phalarideae* and *Triticeae*. Cytologia, 40, 2. — Mehra P. N., M. L. Sharma. (1977) Cytological studies on some grasses of Kashmir. Cytologia, 42. — Rougeot M.-C. (1974). Contribution à l'étude taxonomique du *Festuca varia* Haenke ssp. eu- *varia* Hack. des Alpes françaises. Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 15.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 27 XII 1977.

SUMMARY

Chromosome numbers in 50 species and subspecies of grasses from Caucasus (23 genera) have been studied. 18 taxa were studied for the first time. The data obtained are discussed in connection with the taxonomic position of the Caucasian representatives of genera *Agrostis*, *Alopecurus*, *Colpodium*, *Festuca*, *Helictotrichon*, *Milium*, *Puccinellia*, *Trisetum*.

УДК 582 : 582.52./59 (571.651)

Б. А. Юрцев, П. Г. Жукова

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОДНОДОЛЬНЫХ ВОСТОКА ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

B. A. YURTSEV, P. G. ZHUKOVA. THE CYTOTAXONOMICAL SURVEY OF THE MONOCOTS OF THE EASTERNMOST CHUKCHI PENINSULA

Дан цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова; приведены данные по 143 образцам, относящимся к 90 видам. Сообщаются литературные и собственные данные по числу хромосом у тех же видов в других районах Чукотки и на Аляске и Юконе. Впервые публикуются сведения о числе хромосом у *Poa lanata* Scribn. et Merr (2n=42), *Carex micropoda* C. A. Mey. (2n=70), а также новые хромосомные числа для *Poa malacantha* Kom. var. *vivipara* (Roshev.) Tzvel. (2n=62), *Deschampsia komarovii* V. Vassil. (2n=26 и 38), *Bromus pumpellianus* Scribn. (2n=84), *Carex krausei* Boeck. (2n=62), *C. williamsii* Britt. (2n=46). Для ряда критических полиморфных таксонов даны таксономические комментарии.

Начиная с 1964 г. группа сотрудников Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) проводит планомерное изучение растительного покрова (флоры и растительности) Чукотской тундры (Юрцев, 1973). В программу работ с самого начала были включены кариосистематические исследования флоры, выполнявшиеся цитологом П. Г. Жуковой (с 1969 г. — совместно с А. Д. Тихоновой) в тесном сотрудничестве с флористами В. В. Петровским, Б. А. Юрцевым, А. А. Коробковым и др. За период 1964—1976 гг. получены данные по числу хромосом подавляющего большинства видов флоры Чукотки, по многим из них — в значительной повторности. Методика работы и результаты изложены в серии опубликованных статей (Жукова, 1965а, б, 1966, 1967, 1968, 1969; Коробков, 1972; Юрцев, Жукова, 1968, 1972; Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1975, 1976, 1977; Жукова, Тихонова, 1971, 1973; Жукова, и др., 1973).

Определены числа хромосом у 870 видов и подвидов (6840 образцов). Полученные данные по числу, а в ряде случаев и по морфологии хромосом широко использовались при изучении систематики многих таксономических групп флоры Чукотки и других районов Севера и Северо-Востока СССР.

В результате проделанной работы появилась возможность провести цитотаксономический анализ флоры наилучше изученных территориальных подразделений Чукотской флористической провинции, основываясь на определениях числа хромосом у растений местных популяций.

Предметом данной статьи является цитотаксономический обзор однодольных флоры Крайневосточного округа Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции (Юрцев, 1974), непосредственно примыкающего к Берингову проливу.[1] Большинство данных по числу хромосом у растений Восточной Чукотки публикуется впервые. Образцы, для ко-

[1] Цитотаксономическому обзору двудольных той же территории мы предполагаем посвятить специальную работу.

торых подсчитывались числа хромосом,[2] загербаризированы и хранятся в БИНе АН СССР под номерами, которые приводятся в статье. Данные сведены в таблицу, в которую включены также литературные сведения о соматических числах хромосом, выявленных у тех же таксонов в более западных районах Чукотки, а также на Аляске и Юконе.

Из довольно обширной серии изученных образцов *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. с 2n=28 образец из района мыса Краузе (лужайка среди ивняков, 15 VII 1974, № 74-81, Т. Полозова) выделяется относительно крупными антоцианово-окрашенными колосками (4—4.5 мм дл.), приближаясь в этом отношении к мелкоколосковым формам *A. latifolia* (R. Br.) Griseb.; последний вид имеет вдвое больший набор хромосом (2n=56).

В соответствии с новейшей точкой зрения монографа злаков СССР Н. Н. Цвелева, любезно просмотревшего и наши сборы, мы относим мелкоколосковые, относительно узколистные растения из цикла *Calamagrostis canescens* s. l. к *C. purpurea* (Trin.) Trin. — ранее они определялись им как *C. angustifolia* Kom. (Цвелев, 1964), *C. angustifolia* ssp. *tenuis* (V. Vassil.) Tzvel., *C. purpurea* ssp. *tenuis* (V. Vassil.) Tzvel. Однако *C. angustifolia* s. str. (из низовий Амура) отличается от чукотских образцов очень узкими листьями, наличием бородки из волосков на пластиночно-влагалищном сочленении; *C. tenuis* V. Vassil. (описанный из бассейна р. Анадыря к западу от хр. Рырыткин) характеризуется столь же узкими, как у *C. angustifolia*, но более короткими листьями с очень коротким язычком, короткошероховатыми мелкими пурпуровыми колосковыми чешуйками. Образец с мыса Краузе (сусликовина близ гранитной россыпи в долине, 19 VII 1974, № 74—97, Т. Полозова) имеет коротковолосистые почти по всей поверхности, светло-пурпуровые колосковые чешуи около 3.5 мм дл. и косо вверх направленные листовые пластинки до 4.5 мм шир. Вероятно, к этому же таксону (*C. purpurea*) принадлежат 28-хромосомных образца из цикла *C. canescens* s. l. с Аляски (Mitchell, 1968; Johnson, Packer, 1968). Среди изученных нами растений с Центральной и Западной Чукотки только один раз встретились образцы с 2n=42 (пойменные ивняки на р. Алярмагтын, №№ 66-154а, б), у которых колосковые чешуи пурпуровые, до 4.5 мм дл., по плоскости шероховатые или коротковолосистые, листья 2.5—3.5 или до 7 мм шир. Оба образца данной серии, таким образом, значительно отличаются по некоторым признакам.

Н. Н. Цвелев определил как *Calamagrostis lapponica* (Wahlb.) Hartm. × *C. purpurea* (Trin.) Trin. интересную серию образцов из окрестностей пос. Лаврентия (№№ 69-106к и 69-108к, приморская терраса, песчаные бугры по берегу ручья, 7 VIII 1969, А. Коробков) и один очень сходный образец с Центральной Чукотки (№ 66-113б, р. Сев. Умкрыннэт, пойменная терраса, 24 VII 1966, П. Жукова, В. Петровский); последний рос вместе с настоящим *C. purpurea* (№ 66-131а); у всех этих растений 2n=28. По основным признакам эти растения все же значительно ближе к *C. lapponica*, хотя и несколько отличаются от последнего длиннозаостренными колосковыми чешуйками, более длинными язычками с отстоящими шипиками по всей наружной поверхности и другими признаками. Возможно, это своеобразный, пока еще недостаточно изученный таксон из родства *C. lapponica* с наиболее низким в цикле *C. lapponica* s. l. числом хромосом (ср.: Nygren, 1946). Изученные образцы *C. lapponica* из Континентального сектора Чукотки имеют 2n=42 (№ 74-115т, руч. Ягодный и басс. р. Погынден, 20 VII 1974, А. Тихонова) и 2n=112 (№ 72-30у, устье р. Мечкерева в верховьях р. Анадырь, 31 VII 1972, В. Петровский);

---

[2] Считаем приятным долгом выразить свою искреннюю признательность А. А. Коробкову, Т. В. Плиевой, Т. Г. Полозовой, В. Ю. Разживину, А. К. Сытину и др., выполнившим многочисленные фиксации растущих корневых окончаний в полевых условиях, и В. В. Петровскому за помощь в таксономической обработке материала по ряду таксонов.

Хромосомные числа исследованных видов

Вид, номер образца	Восточная Чукотка		Более западные районы Чукотки		Аляска и Юкон	
	2n	Место сбора образца	2n	литературные источники [1]	2n	литературные источники
1	2	3	4	5	6	7
Potamogeton filiformis L. 72—137	78	Р. Гильмимливеем		—	—	—
Hierochloë odorata (L.) Beauv. ssp. *arctica* (C. Presl) Tzvel. 72—23R	56	Р. Гетлянен		—		—
72—274	56	Р. Чегитунь				
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal 70—152y *[2]	28	Р. Утавеем	28	Ж., 1967, 1969	28	Bowden, 1960a
72—133	28	Р. Гильмимливеем	28	Ж., Т., 1971, 1973		
72—233	28	Р. Чегитунь				
72—267	28	Там же				
74—81	28	Мыс Краузе				
74—97	28	Там же				
Agrostis scabra Willd. 72—85	42	Р. Гильмимливеем		—		—
Calamagrostis arctica Vasey 67—101V*	56	Р. Эргувеем		—		—
Calamagrostis deschampsioides Trin. 74—69	28	Мыс Краузе	28	Ж., 1967	28	Johnson, Packer, 1968
C. lapponica (Wahl.) Hartm. × *C. purpurea* (Trin.) Trin. 69—106k*	28	Пос. Лаврентия	28	Ж., 1967		—
69—108k	28	Там же				
C. purpurascens R. Br. 74—93	28	Мыс Краузе	28	Ж., 1967	28	Johnson, Packer, 1968
			28	Ж., П., 1975	84	Bowden, 1960б
74—66	42	Там же	42	Ж., 1969		
			42	Ж., Т., 1971		
			42	Ж., П., 1972, 1977		
C. purpurea (Trin.) Trin. 74—97	28	Там же	28	Ж., 1967	28	Johnson, Packer, 1968
			28	Ж., П., 1975	28	Mitchell, 1968
			42	Ж., 1967		
Deschampsia glauca Hartm. 70—119y*	26	Оз. Коолень	48	Ж., Т., 1973		—
72—19	26	Пос. Лаврентия	52	Ж., П., 1976		
72—56	26	Там же	52	Ж. и др., 1973		
D. sukatschewii (Popl.) Roshev. 70—64*	26	Пос. Энмелен	26	Ж., П., 1977		—
			42++1B	Ж., П., 1976		
			52	Ж., Т., 1973		

[1] В этом столбце приняты следующие сокращения фамилий авторов: Ж. — Жукова, П. — Петровский, Т. — Тихонова, Ц. — Цвелев, Ю. — Юрцев. [2] Звездочкой отмечены ранее опубликованные определения.

1	2	3	4	5	6	7
D. komarovii V. Vasill. 72—24R	26	Р. Гетлянен (низовья)	52	Ж. и др., 1973		—
72—86	26	Р. Гильмимливеем				
72—134	26	Там же				
72—135	26	Там же				
72—54	38	Пос. Лаврентия				
Pleuropogon sabinii R. Br. 67—103v*	40	Р. Эргувеем	40	Ж., 1969		—
72—55	42	Пос. Лаврентия	40	Ж., П., 1976		
			42	Ж., Т., 1973		
			42	Ж. и др., 1973		
			42	Ж., П., 1977		
Poa alpigena (Blytt) Lindm. 72—199	60	Р. Чегитунь	32	Ж., П., 1977		
			56	Ж., 1965б, 1967, 1968	≈42	Packer, McPherson, 1974
			56	Ж., П., 1976		
P. alpina L. 74—87	28	Мыс Краузе		—	35	Johnson, Packer, 1968
70—150y*	32	Р. Утавеем			42	Bowden, 1961
72—39*	33, 34	Пос. Лаврентия				
72—271	35	Р. Чегитунь				
P. arctica R. Br.×*P. alpigena* (Blytt) Lindm. 72—115	56	Р. Гильмимливеем		—		—
P. eminens C. B. Presl 72—52y*	62	Пос. Инчоун	42	Ж. (пос. Беринговский — не опубл.)		—
P. glauca Vahl 70—34k*	56	Оз. Аччён	42	Ж., 1968		—
70—112y*	62	Оз. Коолень	≈48	Ж., 1969		
			50	Ж., 1968		
			56	Ж., 1965б, 1968, 1969		
			63	Ж., П., 1975		
P. lanata Scribn. et Merr. 72—234	42	Р. Чегитунь		—		—
P. malacantha Kom. var. *malacantha* 74—67	62	Мыс Краузе	42, 56, 62	Ж., 1968		
			>70, 62, 63	Ж., П., 1975		
			63	Ж. и др., 1973		
			70	Ж., Т., 1971		
			70	Ж., П., 1972, 1976		
P. malacantha Kom. var. *vivipara* (Roshev.) Tzvel. 70—109y*	62	Оз. Коолень		—		—
P. paucispicula Scribn. et Merr. 74—77	42	Там же	42	Ж., 1967, 1968		—
			42	Ж., П., 1971		
			42	Ж., Т., 1973		

1	2	3	4	5	6	7
P. pratensis L. 69—107k*	≈70	Пос. Лаврентия	52	Ж., П., 1976, 1977	42	
			≈60	Ж., Т., 1971	≈56, 88	Bowden, 1961
			62	Ж., П., 1975, 1977	124	
Dupontia psilosantha Rupr. 72—273	42	Р. Чегитунь	42	Ж., 1966	44	Johnson, Packer, 1968
Arctophila fulva (Trin.) Andress. 70—111y*	42	Оз. Коолень	42	Ж., 1967, 1969	42	Knaben, 1968
71—04c*	42	Оз. Сеутакан	42	Ж. и др., 1973	42	Johnson, Packer, 1968
			42	Ж., П., 1976	42	Packer, McPherson, 1974
			63	Ж., П., 1972		
Pucciphippsia czukczorum Tzvel. 71—44y*	22	Р. Чегитунь (устье)		—		—
72—161	22	Пос. Лаврентия				
Puccinellia×beringensis Tzvel. 70—159y*	14	Мыс Леймин		—		—
P. hauptiana (Krecz.) Kitagava 72—67*	28	Р. Гильмимливеем	28	Ж., 1967	28	Bowden, 1961
72—63*	28	Там же				
P. tenella (Lange) Holmb. 69—55k*	14	Бухта Провидения	14	Ж., П., 1972	14	Johnson, Packer, 1968
70—54Pl*	14	Пос. Нунлигран				
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. 69—101k*	14	Пос. Лаврентия	14	Ж., 1969		—
70—54Pl*	14	Пос. Нунлигран	14	Ж., П., 1976		
70—141y*	14	Р. Утавеем				
71—65a*	14	Пос. Лаврентия				
Festuca altaica Trin. 72—123	28	Р. Гильмимливеем	28	Ж., 1967, 1968	28	Bowden, 1960a
			28	Ж., П., 1977	28	Holmen, 1964
					28	Knaben, 1968
					28	Johnson, Packer, 1968
					28	Mulligan, Porsild (in Löve, 1970)
F. auriculata Drob. (=*F. ovina* L. ssp. *alaskana* Holmen) 72—203	14	Р. Чегитунь	14	Ж., Т., 1971, 1973	14	Holmen, 1964
			14	Ж., П., 1972, 1975	14	Johnson, Packer, 1968
			14	Ж. и др., 1973		

1	2	3	4	5	6	7
F. baffinensis Polun.						
70—165y*	28	Урочище Дежнева	28	Ж., 1965б	28	Holmen, 1964
72—272	28	Р. Чегитунь	28	Ж., П., 1971	28	Johnson, Packer, 1968
F. brachyphylla Schult. s. str.						
68—031*	42	Бухта Провидения	42	Ж., 1965б	42	Bowden, 1960a
70—118y	42	Оз. Коолень	42	Ж., П., 1972, 1975	42	Holmen, 1964
72—16	42	Пос. Лаврентия	42	Ж., Т., 1973	42	Knaben, 1968
72—204	42	Р. Чегитунь	42	Ж., П., 1976, 1977	42	Johnson, Packer, 1968
74—89	42	Мыс Краузе			42	Packer, McPherson, 1974
67—99v	42	Р. Эргувеем				
F. brevissima Jurtz. (var.)						
70—117y	14	Оз. Коолень	14	Ю., Ц., 1972		—
67—95v	14	Р. Эргувеем	14	Ю., Ж., 1972		
F. cryophila V. Krecz. et Bobr.						
72—127	42	Р. Гильмимливеем	42	Ж., 1967	42	Holmen, 1964
74—86	42	Мыс Краузе	56	Ж., 1965б	42	Hedberg, 1967
67—650	42	Р. Эргувеем	63	Ж., П., 1972	42	Johnson, Packer, 1968
Bromus arcticus Shear 74—15	56	Мыс Краузе	28	Ж., П., 1975, 1976, 1977		—
			42	Ж., П., 1977		
B. pumpellianus Scribn.						
C—67—662*	28	Р. Эргувеем	28, 56	Ж., 1967	56	Bowden, 1960a
67—102v	56	Там же	56	Ж., 1969	56	Wilton, 1965
72—211	56	Р. Чегитунь	56	Ж., П., 1972, 1976, 1977	56	Mitchell, 1967
74—51	84	Мыс Краузе			56	Johnson, Packer, 1968
Roegneria jacutensis (Drob.) Nevski 72—232	28	Р. Чегитунь	28	Ж., 1967, 1969		—
			28	Ж., П., 1976		
Leymus interior (Hult.) Tzvel. 72—74	28	Р. Гильмимливеем	28	Ж., 1966, 1968		—
			28	Ж., П., 1976		
Eriophorum angustifolium Honck.						
74—38	58	Мыс Краузе	58	Ж., 1968	58	Johnson, Packer, 1968
74—101	58	Там же	58	Ж., Т., 1971	58	Packer, McPherson, 1974
			58	Ж., П., 1977		
E. brachyantherum Trautv. et C. A. Mey. 74—41	58	Мыс Краузе	58	Ж., 1968		—
E. scheuchzeri Hoppe 72—151	58	Р. Гильмимливеем	58	Ж., 1968	58	Johnson, Packer, 1968
74—102	58	Мыс Краузе	58	Ж., Т., 1973		
E. vaginatum L. 74—40	58	Там же	58	Ж., 1968	58	Johnson, Packer, 1968

1	2	3	4	5	6	7
			58	Ж., Т., 1973	58	Packer, McPherson, 1974
			58	Ж., П., 1977		
Scirpus maximowiczii C. B. Clarke 67—110v*	64	Р. Эргувеем		—		—
Eleocharis uniglumis (Link) Schult. s. l. 74—104	46	Р. Гильмимливеем		—		—
Kobresia simpliciuscula (Wahlb.) Mack. 72—181	76	Р. Чегитунь		—	72—76	Johnson, Packer, 1968
76—89k	76	Пос. Янракыннот				
Carex algida Turcz. ex V. Krecz. 74—75	32	Мыс Краузе	32	Ж., Т., 1971		—
C. bicolor Bell. ex All. 70—182y*	>50	Бухта Пенкигней		—		
72—50	52	Пос. Лаврентия				
C. eleusinoides Turcz. 72—27R	84	Р. Гетлянен	84	Ж., П., 1975, 1976, 1977	≈86	Knaben, 1968
C. glacialis Mack. 74—107	34	Мыс Краузе	34	Ж., Т., 1971	34	Он же
C. glareosa Wahlb. 74—35	66	Там же		—	66	Johnson, Packer, 1968
C. gmelinii Hook. et Arn. 70—179y*	>60	Бухта Пенкигней		—	≈62	Moore, Calder, 1964
72—25	62	Пос. Лаврентия				
72—132	62	Р. Гильмимливеем				
C. gynocrates Wormsk. 70—184y*	48	Бухта Пенкигней	50	Ж., Т., 1971		—
			50	Ж., П., 1975, 1977		
C. fuscidula V. Krecz. 72—228	54	Р. Чегитунь	54	Ж., 1969	≈54	Johnson, Packer, 1968
74—57	54	Мыс Краузе			54	Löve et al., 1957
C. krausei Boeck. 72—177	62	Р. Чегитунь		—	36	То же
74—103	62	Мыс Краузе				
C. lugens Holm. 74—04	≈80	Пос. Лаврентия	≈80	Ж., П., 1972		—
			80	Ж., П., 1976		
C. lingbyei Hornem. (=*C. cryptocarpa* C. A. Mey.) 72—22R	76	Р. Гетлянен		—		—
C. melanocarpa Cham. 74—17	26	Мыс Краузе	26	Ж., Т., 1971		—
			26	Ж., П., 1977		
C. micropoda C. A. Mey. 72—138	70	Р. Гильмимливеем		—		—

1	2	3	4	5	6	7
C. misandra R. Br. 72—182	40	Р. Чегитунь	40	Ж., П., 1971	40	Johnson, Packer, 1968
C. nesophila Holm. (=*C. tolmiei* auct. non Boott) 70—27Pl*	62	Оз. Аччён	64	Ж., 1969		—
74—55	62	Мыс Краузе				
C. podocarpa R. Br. 74—09	62	Мыс Краузе	60	Ж., 1969	≈32	Johnson, Packer, 1968
			62	Ж., П., 1976		
			64	Ж., П., 1971		
			66	Ж., П., 1975		
			70	Ж., П., 1972, 1977		
C. rariflora (Wahlb.) Smith 70—20pl*	50	Пос. Нунлигран	52	Ж., П., 1977		—
C. rotundata Wahlb. 70—38Pl*	80	Оз. Аччён	80	Ж., П., 1976		—
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela 74—50	80	Мыс Краузе	80	Ж., Т., 1971	78±2	Knaben, 1968
			80	Ж., П., 1972, 1976	≈80	Johnson, Packer, 1968
			80	Ж. и др., 1973		
			80	Ж., П., 1977		
C. scirpoidea Michx. 74—08	62	Там же	62	Ж., Т., 1971	≈62	Johnson, Packer, 1968
			62	Ж., П., 1971		
C. subspathacea Wormsk. 74—71	78	Там же	80	Ж., Т., 1971	≈78	Johnson, Packer, 1968
					≈78	Packer, McPherson, 1974
C. stans Drej. 74—63	76	Там же	76	Ж., П., 1971, 1977	76	Packer, McPherson, 1974
C. tripartita All. 74—83	64	Там же	64	Ж., П., 1971		—
C. ursina Dew. 70—149y*	64	Оз. Кооленъ	64	Ж., П., 1971	64	Packer, McPherson, 1974
			64	Ж., Т., 1971		
C. williamsii Britt. 70—114y	46	Там же		—	18	Löve et al., 1957
Juncus albescens (Lange) Fern. 74—90	≈130	Мыс Краузе		—		—
J. bufonius L. s. l. 72—81*	52	Р. Гильмимливеем		—		—
J. haenkei E. Mey. 69—78k*	74	Пос. Чаплино		—		—
J. filiformis L. 72—140*	80	Р. Гильмимливеем		—		—
J. leucochlamys Zing. var. *borealis* Tolm. 74—32	≈120	Мыс Краузе	120	Ж., П., 1975		—
Luzula confusa Lindebl. 74—47	36	Там же	36	Ж., 1967	36	Johnson, Packer, 1968
			36	Ж., П., 1976	36	Packer, McPherson, 1974

1	2	3	4	5	6	7
L. multiflora (Retz.) Lej. ssp. *kjellmaniana* Tolm. 74—79	24	Там же	24	Ж., 1967	24	Mulligan, Porsild (in Löve, 1970)
			36	Ж., П., 1976, 1977		
L. nivalis (Laest.) Beurl. 74—82	24	Там же	24	Ж., 1968	24	Johnson, Packer, 1968
			24	Ж., П., 1976	24	Packer, McPherson, 1974
L. rufescens Fisch. 72—82	52	Р. Гильмимливеем	48	Ж., П., 1976		—
			52	Ж., Т., 1971		
Luzula tundricola Gorodk. 74—46	24	Мыс Краузе	24	Ж., 1967		—
			24	Ж., П., 1977		
L. unalaschkensis (Buch.) Satake 69—39Pl*	36	Р. Эргувеем	36	Ж., 1967, 1969	36	Knaben, 1968
L. wahlenbergii Rupr. 70—49Pl*	24	Пос. Нунлигран	24	Ж., 1966, 1967	24	Johnson, Packer, 1968
72—57Pl	24	Пос. Энурмино	24	Ж., П., 1976	24	Knaben, 1968
Tofieldia coccinea Richards. 74—21	32	Мыс Краузе	32	Ж., 1967	30	Johnson, Packer, 1968
			32	Ж., П., 1975		
T. pusilla (Michx.) Pers. 72—174	30	Р. Чегитунь	30	Ж., 1967	30	Johnson, Packer, 1968
74—28	30	Мыс Краузе			30	Packer, McPherson, 1974
Veratrum oxysepalum Turcz. 67—74v*	80	Р. Эргувеем	80	Ж., 1969		—
69—28Pl*	80	Р. Ионивеем	80	Ж., Т., 1973		
69—70k*	80	Пос. Чаплино	80	Ж., П., 1975, 1977		
			96	Ж., П., 1976		
Allium schoenoprasum L. 72—136	16	Р. Гильмимливеем	16	Ж., 1965б, 1966	16	Johnson, Packer, 1968
72—251	16	Р. Чегитунь				
Lloydia serotina (L.) Reichb. 74—62	24	Мыс Краузе	24	Ж., 1966	36	Knaben, 1968
			24	Ж., П., 1971, 1977	48	Johnson, Packer, 1968
Coeloglossum viride (L.) Hartm. 69—73k*	40	Пос. Чаплино		—		—
72—276	40	Р. Чегитунь				

колосковые чешуйки у них не столь длинно заостренные, шероховатые из-за очень коротких шипиков; язычки листьев короче, слабошероховатые снаружи. Образцы *C. lapponica* × *C. purpurea* из пос. Лаврентия ранее были определены как *C. angustifolia* Kom. (Жукова, Тихонова, 1973), а с р. Сев. Умкрыннэт как *C. purpurea* s. l. (Жукова, 1967); как уже указано выше, второй образец серии (№ 66-131а) действительно принадлежит *C. purpurea* (Trin.) Trin.

В соответствии с мнением Н. Н. Цвелева, все восточночукотские образцы *Deschampsia*, для которых удалось определить число хромосом, подразделяются на две основные группы: *Deschampsia glauca* Hartm. (растения с более крупными и жесткими, дольше остающимися влагалищами листьев, более или менее отогнутыми жесткими листовыми пластинками, темноокрашенными, довольно крупными колосками) и *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. s. l. (*D. caespitosa* ssp. *orientalis* Hult.); ко второй группе, по мнению Цвелева, примыкает и *D. borealis* (Trautv.) Roshev., описанная с Таймыра; однако в нашем материале не оказалось растений, близких к таймырскому типу. К типической *D. sukatschewii* ближе всего стоят образцы из окрестностей пос. Энмелен в средней части Чукотского п-ова (южное побережье, разнотравно-злаковая тундра у водотока, 9 VIII 1970, № 70-64 Pl, Т. Плиева) с сильно раскидистыми много- и мелкоколосковыми метелками, с более широкими и жесткими, хотя и свернутыми пластинками листьев. Бóльшая же часть растений второй группы по ряду признаков приближается к описанному из-под Аяна своеобразному таксону *D. komarovii* V. Vassil.; листовые пластинки у них очень тонкие, свернутые, не жесткие, нежно-зеленые; колоски в рыхлой метелке, не очень многочисленные, довольно мелкие, зеленые или светло-пурпуровые, на извилистых тонких веточках, покрытых шипиками. Соответствующие популяции обычно приурочены к травянистым группировкам заиленных галечников, пересыхающих речных проток, отмелей, берегов лагун; растение образует нежно-зеленую «щеточку» листьев вблизи горячих ключей (р. Гильмимливеем). Из таблицы видно, что почти все изученные восточночукотские образцы трех названных таксонов — диплоиды с 2n=26; 2n=38 обнаружено лишь у *D. komarovii* с побережья зал. Лаврентия (№ 72-54), собранной до выколашивания (рядом росла *D. glauca* с 2n=26, № 72—56). Среди популяций тех же таксонов, а также у *D. borealis* из более западных районов Чукотки преобладают полиплоиды с 2n=42, 48, 52. Диплоидная *D. glauca* с оз. Коолень (№ 70-119у) в нашей более ранней публикации определялась как *D. brevifolia* R. Br. (Жукова, Тихонова, 1973).

Как *Poa arctica*×*P. alpigena* Цвелевым определено своеобразное растение с 2n=56 из района горячих ключей р. Гильмимливеем (№ 72-155), у которого метелка имеет облик, характерный для *P. arctica*, но нижние цветковые чешуйки опушены только по жилкам; основания надземных побегов одеты буроватым чехлом из отмерших листовых влагалищ (сходство с *P. malacantha* Kom.). Октоплоидное число хромосом известно и у обоих предполагаемых родителей.

Диплоидный таксон из цикла *Festuca brachyphylla* Schult s. l. — *F. brevissima* Jurtz. — на востоке Чукотского п-ова и в ряде других районов Чукотки представлен двумя формами: типической — с немногими, часто всего 3—4 колосками, сидящими по одному на удлиненных, косо вверх направленных веточках, и с белесыми, часто бумажно-белыми влагалищами листьев; и другой — отличающейся более мелкими, но зато более многочисленными (5 и более) колосками на коротких, вверх направленных ножках, образующими линейное соцветие, а также более узкими буроватыми влагалищами листьев. Вторая форма (особая раса?) на востоке полуострова распространена шире, чем типическая; к ней принадлежат и оба изученных отсюда образца (№ 67-95v, № 70-117у). Опубликованные ранее данные по растениям из более западных районов (Юрцев, Жукова, 1972) относятся к типической расе.

Непосредственно с территории восточной части Чукотского п-ова кариологически изучены 3 серии образцов *Bromus* из секции *Bromopsis* (род *Bromopsis* Fourr.). Наиболее типичные образцы *B. pumpellianus* Scribn. из района мыса Краузе (лемминговина в долине р. Шумной, 12 VII 1974, № 74-51, Т. Полозова) оказались додекаплоидными растениями с 2n=84; листья у них с обильным оттопыренным опушением на влагалищах и верхней стороне широких пластинок; колоски крупные, пестрые, обычно с 5—7 цветками, колосковые чешуйки неравные, пур-

пуровые, широколанцетные, голые, с шипиками лишь по центральной жилке. Образец № 72-211 из бассейна р. Чегитунь (горная долина р. Путукунейвеем, 22 VII 1972, П. Жукова) с 2n=56 сходен по опушению листьев, но отличается меньшими размерами листьев и колосков, а также опушением колосковых чешуек: на центральной и боковых жилках имеются длинные волоски, переходящие у некоторых верхних колосков и на краевую часть колосковой чешуйки (между боковой жилкой и пленчатой каймой); это уклонение в сторону *Bromus arcticus* Shear, возможно, объясняется гибридизацией с последним таксоном, для которого характерно то же число хромосом (A. a. D. Löve, 1975). Образец *Bromus arcticus* из района мыса Краузе (луговина на конусе выноса ручья, 9 VII 1974, № 74-15, Т. Полозова), для которого нами выявлено 2n=56, отличается от 84-хромосомного образца *B. pumpellianus* из того же пункта разреженным, в общем малозаметным опушением пластинок и влагалищ листьев (намного более узких), мелкими, более однотонно пурпуровыми колосками (обычно из трех цветков) и колосковыми чешуйками, волосистыми по всей поверхности (иногда с просветами между центральной и боковыми жилками).

Митчел (Mitchell, 1967) в своем обзоре аляскинских видов *Bromus* секции *Bromopsis* не отделяет *B. arcticus* от *B. pumpellianus* ssp. *pumpellianus* даже на уровне разновидности на основании существования целой гаммы форм, переходных по характеру опушения колосковых чешуек; для всех этих форм установлено 2n=56, однако в долине среднего течения р. Юкон выявлена раса с 2n=28, приводимая Митчелом как *B. pumpellianus* ssp. *dicksonii* Mitch. et Wilt. Подвидовой, а не видовой статус, принятый для этого таксона, мотивируется Митчелом тем, что морфологически оба таксона разграничены нерезко: для ssp. *dicksonii* характерна ложнодерновинная (или короткокорневищная) форма роста с восходящими цветоносными побегами, узлами нередко голыми, большей частью раскидистой метелкой и другими признаками. Интересно, что 28-хромосомная форма выявлена также на Западной и Центральной Чукотке, где широко распространена 56-хромосомная, морфологически вполне типичная форма *B. pumpellianus*; имеется одно определение 2n=28 и из центральной части Чукотского п-ова (р. Эргувеем, № С-67-662), полученное путем проращивания семян; к сожалению, это определение оказалось не документированным гербарными образцами. 28-хромосомные образцы, как правило, имеют мелкие колоски в сжатой обедненной метелке; колосковые чешуи узколанцентные, как и нижние цветковые чешуйки, острые, верхняя обычно с длинными волосками по средней и боковым жилкам, а нередко также и между боковой жилкой и краем чешуйки; лишь у немногих образцов колосковые чешуйки — волосистые по всей поверхности, как у *B. arcticus* (ручей Встречный в верховьях р. Б. Кепервеем, 16 VII 1973, № 73-89, Т. Королева, С Туманова; р. Алярмагтын в бассейне р. Куэквунь, 19 VIII 1965, № 65-360б, П. Жукова, В. Петровский).[3] 28-хромосомная раса с Западной и Центральной Чукотки морфологически своеобразна и, возможно, представляет особый таксон из полиморфного цикла *B. pumpellianus* s. l.; сходство ее с ssp. *dicksonii* ограничивается только некоторыми признаками (дернистый рост, слабоопушенные листья, число хромосом). По опушению колосковых чешуй большинство этих образцов соответствует вышеописанной переходной форме между *B. pumpellianus* s. str. и *B. arcticus*; сходные по опушению колосковых чешуй образцы *B. pumpellianus* s. l. с 2n=56 известны и с о. Врангеля. Весь комплекс нуждается в кариосистематической ревизии.

Число хромосом у обоих изученных образцов *Carex krausei* Boeck. с востока Чукотского п-ова (р. Чегитунь, № 72-177; мыс Краузе, № 74-103) неожиданно оказалось равным 62, а не 36 — числу, ранее выявленному А. Лёве и др. (Löve et al., 1957) в Америке у обоих подвидов

---

[3] Первый образец ранее приводился как *B. pumpellianus* (Жукова, 1967), второй — как *B. arcticus* (Жукова, Петровский, 1975).

этого вида — типического (притихоокеанские районы Аляски) и ssp. *porsildiana* (Polun.) A. et D. Löve; последний распространен на севере Аляски и в более восточных районах севера Северной Америки, в Гренландии и Исландии. Оба подвида наиболее ясно отличаются размерами мешочков (2.8—3.3 мм дл. у типического подвида, 1.3—1.8 мм — у ssp. *porsildiana*). По данным Т. В. Егоровой (1966), образцы из более западных (по отношению к Чукотке) районов Северной Азии принадлежат типическому подвиду. Восточночукотские растения морфологически своеобразны: длина мешочков у них 1.8—2.3 мм (т. е. амплитуда варьирования примыкает к таковой у ssp. *porsildiana*), мешочки яйцевидные, носик с редкими шипиками. Возможно, наши растения представляют самостоятельную расу *C. krausei* (мелкий вид?). Большая разница в числе хромосом не столь удивительна, поскольку морфологически очень близкая к *C. krausei* гренландская *C. boecheriana* (Löve et al., 1957) имеет 2n=56, а *C. karoi* (Freyn) Freyn, также довольно сходная морфологически, — 2n=58.

Неожиданным было также, что у *C. williamsii* Britt., для которой А. Лёве и др. установили диплоидное число 2n=18, на востоке полуострова выявлено 2n=46 (оз. Коолень, № 70-114у). Принадлежность наших образцов к *C. williamsii* не вызывает сомнений, что подтверждено Т. В. Егоровой.

Образцы *Juncus leucochlamys* Zing. var. *borealis* Tolm. с 2n ≈ 120 (мыс Краузе, галечник в пойме речки, 10 VII 1974, № 74-32, Т. Полозова) принадлежат форме с обедненным соцветием и отличаются от *J. castaneus* Sm. более светлой, желтовато-коричневой окраской прицветников, а также вдвое более высоким числом хромосом (то же число определено и у образцов *J. leucochlamys* var. *borealis* из верховий Анадыря — Жукова, Петровский, 1975). К сожалению, число хромосом у чукотских образцов *J. castaneus* пока не удалось определить.

ЛИТЕРАТУРА

Егорова Т. В. (1966). Род *Carex* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 3. — Жукова П. Г. (1965а). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. ж., 50, 7. — Жукова П. Г. (1965б). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Крайнего Северо-Востока СССР, II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г., А. А. Коробков, А. Д. Тихонова. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. Бот. ж., 61, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, II. Бот. ж., 61, 7. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, III, Бот. ж., 62, 8. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, I. Бот. ж., 56, 6. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, II. Бот. ж., 58, 3. — Коробков А. А. (1972). К цитотаксономической характеристике некоторых видов рода *Artemisia* L. Северо-Востока СССР. Бот. ж., 57, 10. — Цвелев Н. Н. (1964). Род *Calamagrostis* Adans. В кн.: Арктическая флора СССР, II. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. ж., 53, 11. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57, 1. — Юрцев Б. А., Н. Н. Цвелев. (1972). Новые таксоны из Северо-Восточной Азии. Бот. ж., 57, 6. — Bowden W. M. (1960a). Chromosome num-

bers and taxonomic notes on northern grasses, II. Tribe *Festuceae*. Canad, J. Bot., 38. — Bowden W. M. (1960б). Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses, III. Twenty-five genera. Canad. J. Bot., 38. — Bowden W. M. (1961). Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses, IV. Tribe *Festuceae*: *Poa* and *Puccinellia*. Canad. J. Bot., 39. — Hedberg O. (1967). Chromosome numbers of vascular plants from arctic and subarctic North America. Arkiv. Bot., 2, 6. — Holmen K. (1964). Cytological studies in the arctic Alaskan flora. The genus *Festuca*. Bot. Notiser, 117, 2. — Johnson A. W., J. G. Packer. (1968). Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. Bot. Notiser, 121. — Knaben G. (1968). Chromosome numbers of flowering plants from central Alaska. Nytt. Mag. Bot., 15, 3. — Löve A. (1970). IOPB chromosome number reports. XXV. Taxon, 19, 1. — Löve A., D. Löve. (1975). Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. — Löve A., D. Löve, M. Raymond. (1957). Cytotaxonomy of *Carex* section *Capillares*. Canad. J. Bot., 35. — Mitchell W. W. (1967). Taxonomic synopsis of *Bromus* section *Bromopsis* (*Gramineae*) in Alaska. Canad. J. Bot., 45, 8. — Mitchell W. W. (1968). Taxonomy, variation and chorology of three chromosome races of the *Calamagrostis canadensis* complex in Alaska. Madroño, 19. — Moore L. B., J. A. Calder. (1964). Some chromosome numbers of *Carex* species of Canada and Alaska. Canad. J. Bot., 42. — Nygren A. (1946). The genesis of some scandinavian species of *Calamagrostis*. Hereditas, 32. — Packer J. G., G. D. McPherson. (1974). Chromosome numbers in some vascular plants from northern Alaska. Canad. J. Bot., 52. — Wilton A. C. (1965). Phylogenetic relationships of an unkown tetraploid *Bromus* section *Bromopsis*. Canad. J. Bot., 43.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VI 1977.

SUMMARY

The cytotaxonomical survey is given of the monocotyledons of the easternmost Chukchi Peninsula. The data are listed on the chromosome numbers counted in 143 samples belonging to 90 species of vascular plants (see the Table). The chromosome numbers in the populations from Chukchi Peninsula are compared with those of populations from other parts of Chukotka and from NW America. For the first time are published the chromosome numbers (2n) for *Poa lanata* Scribn. et Merr. (2n=42), and *Carex micropoda* C. A. Mey. (2n=70), as well as the unknown earlier chromosome numbers in *Poa malacantha* Kom. var. *vivipara* (Roshev.) Tzvel. (2n=62), *Deschampsia komarovii* V. Vassil. (2n=26, 38), *Bromus pumpellianus* Scribn. (2n=84), *Carex krausei* Boeck. (2n=62), and *C. williamsii* Britt. (2n=46). The data on some critical polymorphic taxa are commented on.

УДК 581.5 (—21)

Н. С. Голубкова, Н. В. Малышева

ВЛИЯНИЕ РОСТА ГОРОДА НА ЛИШАЙНИКИ И ЛИХЕНОИНДИКАЦИЯ АТМОСФЕРНЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ г. КАЗАНИ

N. S. GOLUBKOVA, N. V. MALYSHEVA. THE INFLUENCE OF CITY GROWTH ON LICHENS AND LICHEN INDICATION OF ATMOSPHERIC POLLUTION OF KAZAN

Рассматривается влияние роста города и некоторых антропогенных факторов (атмосферное загрязнение, вытаптывание, рубка старых лесов) на лишайники. Отмечается заметное изменение видового состава за почти столетний период: после 1883 г. не встречен 21 вид, после 1913 г. — 49 видов, а 23 вида обнаружены впервые в 1976 г. (при общем списке 124 вида). Приводится лихеноиндикационная карта атмосферных загрязнений г. Казани, составленная на основе индекса полеотолерантности лишайников (*I. P.*), выделено три зоны загрязнения. Делается вывод о возможности использования лишайников в качестве хороших биоиндикаторов.

Со времен Нюландера (Nylander, 1866, 1896), впервые отметившего чувствительность лишайников к загрязненному городскому воздуху, опубликовано свыше 400 работ по проблеме «Атмосферное загрязнение и лишайники» (Hawksworth, Rose, 1976). В настоящее время изучена флора лишайников почти 100 городов мира (L. Martin, Trass, Ju. Martin, 1974). В последние годы подобные работы проводились в Канаде (Le Blanc, De Sloover, 1970, 1972; Le Blanc et al., 1972; P. Stringer, M. Stringer, 1974), в ФРГ (Seitz, 1972; Bauer, 1973; Ehmke, 1973; Walter, Seybold, 1975), в Дании (Søchting, Johnsen, 1974), во Франции (Genu et al., 1973), в США (Nash, 1972), в Швейцарии (Turian, Desbaumes, 1975), в Финляндии (Sahrakorpi, 1973), в Чехословакии (Jelinková, 1973; Pišút et al., 1974).

В Советском Союзе изучалась флора лишайников городов Риги (Питеранс, 1965), Таллина (Мартин, 1974, 1976), Тарту, Вильянди, Пайде (Лийв, 1973, 1974, 1976), а также влияние атмосферного загрязнения на лишайники Лапландского заповедника (Аблаева, 1974, 1975).

Некоторые авторы считают главной причиной чувствительности лишайников к условиям города содержание в воздухе различных загрязнителей и в первую очередь двуокиси серы (Питеранс, 1965; Skye, 1968; Trass, 1968, 1973; Le Blanc, De Sloover, 1970; 1972; Hawksworth, Rose, 1970, 1976; Gilbert, 1970а, б; Ehmke, 1973; Doll, Ziebold, 1976; Seaward, 1976, и др.). Этот газ влияет на фотосинтез и дыхание лишайников (Baddelly et al., 1972; Showman, 1972; Kreeb, 1973; Puckett et al., 1973; Hawksworth, 1974). Основными источниками SO_2 являются сгорание угля, переработка нефти и газа, выработка металлов и серной кислоты (Wood, 1968).

Другие авторы полагают, что наиболее важным фактором, влияющим на лишайники, является изменение городского климата и особенно влажности (Rydzak, 1953, 1958, 1968, 1970; Rydzak, Piorecki, 1971; Галич, 1972).

Некоторые исследователи (Brodo, 1966; Doll, Ziebold, 1976, и др.) признают важными оба фактора — и загрязнение, и климатические условия.

Метод лихеноиндикации, т. е. определения степени атмосферных загрязнений с помощью лишайников, основан на различных принципах. Используются так называемые биологические шкалы определения концентрации SO_2 в воздухе по встречаемости определенных видов лишайников (Gilbert, 1970б; Hawksworth, Rose, 1970, 1976; Seaward, 1976). Метод трансплантации (Brodo, 1966; Le Blanc, Rao, 1966; Ranft, Dässler, 1972) основан на морфологических изменениях талломов и скорости их отмирания в загрязненных районах. Лихеноиндикационные карты можно составить на основании сведений по распространению отдельных видов лишайников, выбранных за индикаторные (Питеранс, 1965; Skye, 1968; Jelinková, 1973, и др.) или на основании фитоценологических данных. При этом часто используется индекс чистоты атмосферы — I. A. P. (Le Blanc, De Sloover, 1970; Le Blanc et al., 1972 и др.), а также индекс полеотолерантности (I.P.), предложенный эстонским лихенологом Х. Х. Трассом (Trass, 1968),

$$\text{I. P.} = \sum_{i=1}^{n} \frac{a_i c_i}{C_{in}},$$

где n — количество видов; a_i — степень полеотолерантности вида, c_i — покрытие вида, C_{in} — суммарное покрытие.

Как отмечает Л. Мартин (1974), при сравнении карт, составленных на основе этих двух индексов, картина зон в общих чертах совпадает.

Некоторые исследователи (Genu et al., 1973) полагают, что метод лихеноиндикации достаточно точен, гораздо чувствительнее, быстрее и экономичнее любого физико-химического метода, в то время как другие (Bishop et al., 1975) гораздо сдержаннее в его оценке. Однако почти все исследователи считают возможным, а большинство и удобным использовать лишайники в качестве биоиндикаторов атмосферных загрязнений.

В нашей работе мы пытались рассмотреть влияние комплекса городских условий (в первую очередь атмосферных загрязнений) на лишайники, составить лихеноиндикационную карту атмосферных загрязнений г. Казани и проследить изменение лихенофлоры за почти столетний период, с 1883 г. (времени сборов Н. П. Крылова из окрестностей города) до наших дней.

Краткая физико-географическая характеристика района исследования

Казань расположена на востоке европейской части СССР, в южной подзоне лесной зоны (Марков, 1941). Рельеф города неровный, холмистый, много оврагов. Рост города, основанного еще в XII в., оказал существенное влияние на изменение природных условий, особенно за последнее столетие, в связи с развитием промышленности и ростом населения.

Если в 1883 г. число жителей Казани было 140 726 человек, то в 1972 г. оно составляло 904 тыс., т. е. увеличилось более чем в 7 раз. Увеличилась также площадь города, плотнее стала застройка: в 1911 г. Казань занимала 14.9 кв. км и было застроено около 12% ее территории, в 1972 г. — 285 кв. км и 35% было занято застройкой.

Значительное развитие получила промышленность. Если в XIX и в начале XX вв. основными отраслями промышленности были мыловарение, стеарино-глицериновое, кожевенное, валяльно-обувное производства, то сейчас Казань — крупный промышленный центр машиностроения, химии и нефтехимии.

С развитием промышленности значительно увеличилось и загрязнение атмосферы. Рост города оказал некоторое влияние и на внутригородской климат: температура в центре города на 1° выше, чем на окраинах, меньше относительная влажность.

Влияние города сказывается и на растительности: почти половина насаждений представлена интродуцированными породами деревьев — кленом ясенелистным *Acer negundo* L., тополем бальзамическим *Populus balsamifera* L., довольно часто встречаются деревья с механическими повреждениями и усыхающие.

Кроме того, зеленых насаждений явно недостаточно. На каждого жителя города в 1963 г. приходилось лишь около 7.3 кв. м зеленых насаждений, хотя по санитарно-гигиеническим нормам полагается не менее 15 (Батыев, 1963).

Методика

Сбор материала проводился в июле—августе 1976 г. в пределах административной границы города Казани. При этом было обследовано около 2000 деревьев 13 пород в 37 парках, скверах, лесопарках, на кладбищах, на 163 улицах города. При сборе материала учитывались характер застройки района, наличие скверов, парков, близлежащих лесов, а также крупных предприятий, автомагистралей, характер рельефа.

Для составления флористического списка, кроме эпифитов, были собраны лишайники и с других субстратов — с обработанной древесины, известковых, цементных и кирпичных стен, а также напочвенные лишайники. Всего собрано около 1200 образцов.

При обработке материала использовалась методика определения степени атмосферных загрязнений с помощью индекса полеотолерантности эпифитных лишайников, разработанная эстонскими лихенологами (Трасс, 1971; Trass, 1968, 1973; Мартин, 1974, 1976; Мартин Л. Н., Ю. Л. Мартин, 1974а, б; Лийв, 1973, 1974, 1976). Приводим ее краткое описание на примере г. Казани.

Картосхема г. Казани была разбита на квадраты 1×1 км^2, в которых обследовались взрослые деревья. Учитывались только эпифитные лишайники как наиболее чувствительные к изменению состава атмосферы (Skye, 1968; Hawksworth, Rose, 1970; Ju. Martin, Tamm, 1975). Учет покрытия

ТАБЛИЦА 1

Определение степени полеотолерантности (a_i) эпифитных лишайников г. Казани

a_i	№ квадрата									Виды лишайников
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
									+	*Lecanora allophana*
									+	*Lecidea glomerulosa*
3									+	*Biatora symmicta*
									+	*Anaptychia ciliaris*
									+	*Usnea hirta*
									+	*Parmelia exasperatula*
							+		+	*P. exasperata*
							+		+	*P. verruculifera*
4							+	+		*Physcia aipolia*
							+		+	*Hypogymnia physodes*
							+	+	+	*Lepraria candelaria*
5						+	+		+	*Physconia grisea*
						+	+	+	+	*Evernia prunastri*
6					+	+		+	+	*Physconia pulverulenta*
					+	+	+	+	+	*Physcia stellaris*
7				+		+	+	+	+	*Parmelia sulcata*
				+		+	+	+	+	*Xanthoria substellaris*
8	+				+	+	+	+	+	*Physcia dubia*
9		+	+		+	+		+	+	*Xanthoria parietina*
10	+	+	+	+		+	+	+		*Lecanora hagenii*
	+		+	+	+	+		+	+	*Physcia orbicularis*

Примечание. 1 — Ботанический сад, 2 — сквер на пл. Куйбышева, 3 — сквер по ул. Свердлова, 4 — Ометьево, 5 — ул. Груздева, 6 — парк им. Горького (ЦПКиО), 7 — «Немецкая Швейцария», 8 — д/о «Ливадия», 9 — лес у пос. Нагорный.

производился со стороны дерева с наибольшим развитием лишайников с помощью сетки 20×20 см (100 квадратов по 2×2 см) на уровне груди. Для вычисления I.P. применялась 10-балльная шкала покрытия (в%): 1 — 1—2, 2 — 3—5, 3 — 6—10, 4 — 11—20, 5 — 21—30, 6 — 31—40, 7 — 41—50, 8 — 51—65, 9 — 66—80, 10 — 81—100.

Степень полеотолерантности определялась по особой шкале (Мартин, Мартин, 1974а), которая составляется на основании собственных сборов и несколько варьирует для разных местонахождений. Шкала составляется по анализу трансекта, т. е. расположения квадратов от предполагаемой самой загрязненной части города к предполагаемой самой чистой. В нашем случае было выделено 8 групп лишайников. Учитывая формулу I.P. (для которой составлялась шкала) и отсутствие данных по обследованию естественных ландшафтов, этим группам были даны оценки полеотолерантности от 10 до 3. Видам, не вошедшим в шкалу, оценка полеотолерантности давалась по совместной встречаемости с видами, принадлежащими к определенной группе. Полученная нами шкала полеотолерантности для г. Казани (табл. 1) в основном соответствует шкале Трасса (1971) и шкале Л. Н. Мартин (1974б).

Обсуждение

Для г. Казани и его окрестностей на основании литературных данных (Еленкин, 1906—1911; Мережковский, 1920) и сборов авторов был составлен список лишайников, включивший 124 вида, из которых 23 указываются нами впервые (табл. 2). Преобладают виды родов *Cladonia* (22), *Lecanora* (14), *Parmelia* (13) и *Physcia* (9).

Нами сделана попытка проследить изменение флоры лишайников г. Казани за почти столетний период — с 1883 г. (времени сборов П. Н. Крылова) по 1976 г.

По сравнению с данными 1883 г. в окрестностях города мы не обнаружили 21 вид лишайников, с данными 1913 г. (сборы К. С. Мережковского) — 49 видов. Наиболее чувствительными к изменению условий, связанных с ростом города, оказались, по-видимому, *Ramalina fraxinea*, *R. fastigiata*, *Parmelia perlata* и др., а наиболее устойчивыми — такие «лесные» виды, как *Usnea hirta*, *Evernia prunastri*, *Cetraria pinastri*, *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*.

Мережковский (1920) приводит список наиболее обычных видов окрестностей Казани с обозначением степени распространенности их по 10-балллльной шкале. Часть видов, отмеченных им как широко распространенные и обычные, встречается теперь значительно реже (*Xanthoria substellaris*, *Physconia pulverulenta*, *Candelariella aurella*, *Caloplaca cerina*, *Anaptychia ciliaris*, *Evernia prunastri*, виды рода *Cladonia*), а некоторые виды совсем не обнаружены: *Cetraria islandica*, *Evernia mesomorpha*, *Cladonia stellaris*, *Physcia ciliata*, *Lecanora chlarona*, *L. distans*, *Parmelia subargentifera*, *Parmeliopsis ambigua*, *Lecania cyrtella*, *Ramalina dilacerata*.

Не изменили своей распространенности следующие виды: *Hypogymnia physodes*, *Xanthoria parietina*, *Parmelia sulcata*, *Physcia aipolia*, *Arthopyrenia rhyponta*. Некоторые лишайники стали встречаться значительно чаще: *Physcia orbicularis*, *Ph. stellaris*, *Ph. dubia*, *Lecanora hagenii*, причем последняя только по более или менее загрязненным местам.

Полное отсутствие *Cetraria islandica*, очень распространенной ранее, значительное уменьшение встречаемости видов рода *Cladonia*, по-видимому, связаны с таким антропогенным фактором, как вытаптывание их в зоне отдыха (район Лебяжьего озера), а также с асфальтированием (отсутствие подходящего субстрата).

Значительное влияние на изменение городской флоры лишайников оказывает вырубка старых лесных массивов. Молодые деревья в связи с изменением экологических условий заселяются лишайниками хуже (Hawksworth, 1974). Так, в Троицком лесу, вошедшем ныне в черту города и

ТАБЛИЦА 2

Список лишайников г. Казани и его окрестностей

Вид	Год сбора коллекции		
	1883	1913	1976
Накипные лишайники			
Arthopyrenia punctiformis (Pers.) Massal.		+	
A. rhyponta (Ach.) Massal.		+	+
Arthrospora acclinis (Fw.) Th. Fr.			+
Bacidia acerina (Pers.) Arn.	+		
B. albescens (Hepp) Zw.		+	
B. chlorococca Lett.			+
Biatora symmicta (Ach.) Elenk.	+	+	+
Buellia disciformis (Fr.) Mudd		+	+
B. punctata Massal.		+	+
Caloplaca aurantiaca (Lightf.) Th. Fr.			+
C. cerina Th. Fr.	+	+	+
C. citrina (Hoffm.) Th. Fr.		+	
C. decipiens Jatta		+	+
C. pyricea (Ach.) Th. Fr.			+
C. saxicola (Hoffm.) I. Nord.	+	+	+
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.		+	+
C. vitellina (Ehrh.) Müll. Arg.	+		+
Graphis scripta (L.) Ach.		+	
Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr.	+	+	
L. dimera (Nyl.) Th. Fr.	+		
L. syringea (Ach.) Th. Fr.	+		
Lecanora allophana (Ach.) Röhl.	+	+	+
L. carpinea (L.) Vain.	+	+	
L. cateilea (Ach.) Massal.	+		
L. chlarona (Ach.) Nyl.	+	+	
L. crenulata (Dicks.) Vain.			+
L. dispersa (Pers.) Röhl.			+
L. distans (Pers.) Nyl.	+	+	
L. glaucella (Flot.) Nyl.		+	
L. hagenii Ach.			+
L. pallida (Schreb.) Rabenh.	+		
L. piniperda (Boist.) Koerb.	+		
L. scrupulosa Ach.		+	
L. tristis Mer.		+	+
L. varia (Ehrh.) Ach.			+
Lecidea albofuscesce Nyl.	+		
L. cadubriae Th. Fr.	+		
L. glomerulosa (DC.) Steud.	+	+	+
L. helvola Th. Fr.	+		
L. turgidula Fr.	+		
L. uliginosa Ach.	+		
Lepraria candelaria (L.) Fr.			+
Leptorhaphis epidermidis (Ach.) Th. Fr.		+	
Pertusaria amara (Ach.) Nyl.	+		
P. globulifera (Turn.) Massal.			+
P. leioplaca (Ach.) DC.	+		
Phlyctis agelaea (Ach.) Fw.			+
Rinodina archaea (Ach.) Arn.		+	
R. exigua (Ach.) S. Gray		+	+
R. sophodes (Ach.) Hellb.			+
Листоватые лишайники			
Cetraria chlorophylla (Humb.) Vain.	+		+
C. islandica (L.) Ach.		+	
C. pinastri (Scop.) S. Gray	+	+	+
C. sepincola (Ehrh.) Ach.	+	+	+
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.	+	+	+
H. tubulosa (Schaer.) Hav.		+	
Parmelia exasperata (Ach.) DNot.	+	+	+
P. acetabulum (Neck.) Duby			+
P. caperata (L.) Ach.	+	+	
P. exasperatula (Arn.) Nyl.			+
P. glabra (Nyl.) Vain.	+	+	

Вид	Год сбора коллекции		
	1883	1913	1976
P. olivacea (L.) Ach.	+	+	+
P. olivetorum Nyl.		+	
P. perlata (L.) Ach.	+		
P. quercina (Willd.) Vain.		+	
P. subargentifera Nyl.		+	
P. subaurifera Nyl.		+	
P. sulcata Tayl.	+	+	+
P. verruculifera Nyl.			+
Parmeliopsis hyperopta (Ach.) Arn.	+		
P. ambigua (Wulf.) Nyl.	+	+	
Peltigera canina (L.) Willd.			+
P. rufescens (Weis) Humb.			+
Physcia adscendens (Fr.) Oliv.			+
Ph. aipolia (Humb.) Fürnrohr		+	+
Ph. capitata Mer.		+	
Ph. ciliata (Hoffm.) Du Rietz		+	
Ph. dubia (Hoffm.) Lett.		+	+
Ph. nigricans (Flk.) Stiz.		+	
Ph. orbicularis (Neck.) Poetsch		+	+
Ph. stellaris (L.) Nyl.		+	+
Ph. tenella (Scop.) DC.		+	+
Physconia detersa (Nyl.) Poelt		+	
Ph. grisea (Lam.) Poelt		+	+
Ph. pulverulenta (Hoffm.) Poelt		+	+
Xanthoria lobulata (Flk.) B. de Lesd.		+	+
X. parietina (L.) Th. Fr.	+	+	+
X. polycarpa (Ehrh.) Rieber	+		+
X. substellaris (Ach.) Vain.		+	+
Кустистые лишайники			
Alectoria implexa (Hoffm.) Nyl.		+	+
Anaptychia ciliaris (L.) Koerb.		+	+
Cladonia arbuscula (Wallr.) Rabenh.	+	+	+
C. botrytes (Hag.) Willd.		+	+
C. cariosa (Ach.) Spreng.	+		
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.			+
C. cenotea (Ach.) Schaer.		+	+
C. coniocraea (Flk.) Spreng.			+
C. cornuta (L.) Hoffm.	+	+	+
C. crispata (Ach.) Flot.		+	
C. deformis (L.) Hoffm.	+		
C. digitata (L.) Hoffm.	+		
C. fimbriata (L.) Fr.	+	+	+
C. furcata (Huds.) Schrad.	+		+
C. gracilis (L.) Willd.	+	+	+
C. mitis Sandst.			+
C. nemoxyna (Ach.) Nyl.			+
C. phyllophora Hoffm.	+		
C. pyxidata (L.) Hoffm.		+	
C. rangiferina (L.) Web.	+	+	+
C. stellaris (Opiz) Pouz. et Vezda		+	
C. subulata (L.) Wigg.			+
C. uncialis (L.) Wigg.		+	+
C. verticillata (Hoffm.) Schaer.		+	+
Evernia mesomorpha Nyl.	+	+	
E. prunastri (L.) Ach.	+	+	+
Pseudevernia furfuracea (L.) Mann		+	+
Ramalina dilacerata Hoffm.	+	+	+
R. farinacea (L.) Ach.	+		
R. fastigiata (Pers.) Ach.	+		
R. fraxinea (L.) Ach.	+		
R. pollinaria (Westr.) Ach.	+	+	+
R. roesleri Hochst.		+	+
R. thrausta (Ach.) Nyl.	+	+	
Usnea hirta (L.) Mot.	+	+	+

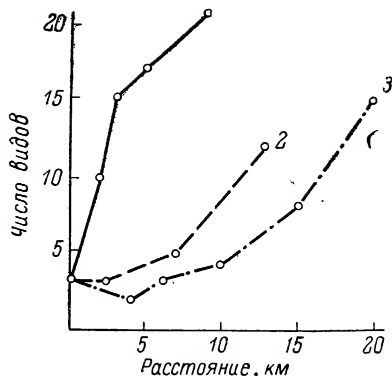


График изменения числа видов эпифитных лишайников при удалении от центра города.

1 — северо-восточное направление, *2* — южное, *3* — северо-западное.

сильно вырубленном, по сравнению с 1913 г. обнаружено лишь 7 общих видов, не найдено 13 видов, тогда как 9 указываются впервые (среди них весьма токситолерантные *Lecanora hagenii*, *Physcia orbicularis*).

Некоторые редкие и в прежнее время для окрестностей города виды (по данным Мережковского) не обнаружены нами в 1976 г. (*Ramalina thrausta*, *Parmelia subargentifera*, *P. olivetorum*, *P. subaurifera*, *P. quercina*, *Hypogymnia tubulosa*, *Lecanora carpinea*, *L. glaucella*, *Bacidia albescens*, *Cladonia crispata*), а виды (*Alectoria implexa*, *Ramalina pollinaria*, *R. roesleri*, *Cetraria sepincola*, *Parmelia exasperata*, *P. olivacea*) редко встречаются и сейчас, но иногда в других районах города.

Замечено, что некоторые виды поселяются на другом субстрате. Так, *Rinodina exigua*, отмечавшаяся исключительно на обработанной древесине (Мережковский), обнаружена нами на деревьях, а *Caloplaca cerina* теперь чаще встречается на заборах.

Таким образом, в пределах г. Казани и ближайших окрестностях нами обнаружено 72 вида лишайников из 32 родов, среди них 50 эпифитных.

На основании подсчета 220 коэффициентов I.P. была составлена лихеноиндикационная карта и выделено 3 зоны загрязнения:

I. I.P.=9.0—10.0 — зона сильного загрязнения, центральная часть города (около 30 кв. км), лишайников нет или встречаются угнетенные *Lecanora hagenii*, *Physcia orbicularis*.

II. I.P.=7.0—8.9 — зона умеренного загрязнения, характерны *Parmelia sulcata*, *Physcia stellaris*.

III. I.P.=4.0—6.9 — зона периферийной, лесопарковой части города (*Anaptychia ciliaris*, *Usnea hirta*).

I — зона наибольшего загрязнения, проективное покрытие обычно не более 10%, встречается всего около 11 видов, лишайники кустистые отсутствуют. Обычны *Lecanora hagenii*, *Physcia orbicularis*, *Ph. dubia*. Административно это южная часть Кировского, Московского и Ленинского районов на правом берегу р. Казанки, пониженная южная часть Бауманского, Вахитовского районов (центр города) и районы Ближнего и Среднего Кабана. Здесь расположено много промышленных предприятий, находятся ТЭЦ, мало зеленых насаждений, скверов, парков, проходят крупные автомагистрали. Основным фактором, лимитирующим здесь развитие лишайников, по-видимому, являются атмосферные загрязнения, а не сухость воздуха. Эта зона расположена вблизи рек Волги и Казанки, оз. Кабан; для нее характерны частые туманы.

Наблюдается зависимость распределения зон от рельефа, зона сильного загрязнения приурочена к пониженным частям города (SO_2 в 2 раза тяжелее воздуха).

II — зона умеренного загрязнения, занимает более повышенные участки и охватывает почти всю остальную часть города. Здесь меньше предприятий, больше зелени, сказывается влияние окрестных лесов и характера застройки (сады при домах). Покрытие лишайников на уровне груди достигает 20—30%, иногда больше. Обычны виды листоватых ли-

шайников *Hypogymnia physodes*, *Physcia stellaris*, *Parmelia sulcata*. Из кустистых встречается *Evernia prunastri*.

III — зона сравнительно чистая, представлена островками старых лесных участков (бывший Троицкий лес, д/о «Ливадия») или массивами лесопарков зеленой зоны города (у Лебяжьего озера, пос. Нагорный и т. п.). Покрытие лишайников на стволах — 60—80%, встречается ряд кустистых лишайников — *Alectoria implexa*, *Anaptychia ciliaris*, *Ramalina pollinaria*, *Usnea hirta* и др.

При удалении от центра города наблюдается увеличение числа эпифитных видов (рисунок). Наши данные подтверждают вывод о том, что, по-видимому, нет строгой последовательности появления от центра города к окраинам вначале накипных, затем листоватых форм лишайников (Wirth, Türk, 1975). Кустистые лишайники появляются на некотором расстоянии от центра (9 км для *Anaptychia ciliaris*, 15 км для *Pseudevernia furfuracea*, *Ramalina pollinaria*). Напочвенные лишайники встречаются только на окраинах города, где сохранился их естественный субстрат, обнаружено 17 видов (роды *Cladonia*, *Peltigera*). Собрано 5 видов эпилитов *Caloplaca decipiens*, *C. saxicola*, *Lecanora tristis*, *L. dispersa*, *L. crenulata*, а также найдена на известковой стене *Xanthoria substellaris*, обычно растущая на деревьях. Ряд лишайников обнаружен на необычном субстрате — это *Xanthoria parietina*, *Caloplaca pyracea*, *Lecanora hagenii* на толе, *Caloplaca cerina*, *Candellariella aurella*, *Lecanora hagenii* на картоне.

Строгой приуроченности эпифитных лишайников к какой-либо породе деревьев не наблюдалось. Как показали наши исследования, в городских условиях некоторые лишайники, произрастающие в природе большей частью на деревьях, встречаются обычно на обработанной древесине (заборы, крыши), например *Parmelia sulcata*, *Evernia prunasti*. Также «лесные» лишайники могут продвигаться внутрь города — *Cladonia fimbriata* обнаружена нами на заборе в 4 км от центра города, а на почве и пнях, естественных ее субстратах, — на расстоянии 6—8 км. Подобное явление можно, по-видимому, объяснить большей способностью гнилой древесины впитывать влагу. Флора лишайников на обработанной древесине богаче по числу видов, их развитию и фертильности по сравнению с лишайниками на рядом стоящих деревьях.

Число эпифитных видов лишайников, по-видимому, в большей мере зависит от атмосферных загрязнений, чем от возраста насаждений. Так, Ботанический сад, заложенный на 100 лет раньше сквера по ул. Свердлова, но находящийся в одной зоне загрязнения с ним, имеет такое же число эпифитов и сходный видовой состав.

Таким образом, лишайники являются организмами, чутко реагирующими на изменения окружающей среды, и могут служить хорошими индикаторами микроклиматических городских условий.

Авторы выражают глубокую признательность и благодарность Л. Н. Мартин и Ю. Л. Мартину за ряд ценных замечаний и консультаций, оказанных в процессе работы.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаева З. Х. (1974). К вопросу о связи загрязнения атмосферы и распространения лишайников. В кн.: Современные успехи микологии и лихенологии в Советской Прибалтике. Тарту. — Аблаева З. Х. (1975). Лишайники как индикаторы загрязнения внешней среды. В кн.: Естественная среда и биологические ресурсы Крайнего Севера. Л. — Батыев С. Г. (1963). Природа Татарской АССР и задачи ее охраны. В кн.: Природа Татарии и ее охрана. I. Казань. — Галич Б. (1972). Полеофобия лишайников. Научные чтения памяти М. Г. Попова, 12—13. — Еленкин А. А. (1906—1911). Флора лишайников Средней России, 1—4. — Крепкогорский Л. Н., И. З. Мухутдинов. (1963). Санитарная охрана атмосферного воздуха и водоемов. В кн.: Природа Татарии и ее охрана. I. Казань. — Лийв С. Э. (1973). Индикации степени загрязнения воздуха с помощью лишайников. Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. — Лийв С. Э. (1974). Влияние городской среды на распространение лишайников. Тез. докл. V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. — Лийв С. Э. (1976). Опыт составления биоиндикационных карт в городах Тарту и Вильянди (южная Эстония). Матер. республ. конф.

«Индикация природных процессов и среды». Вильнюс. — Марков М. В. (1941). Растительность Татарии. — Мартин Л. Н. (1974). Возможности картирования состояния городской атмосферы при помощи лишайников. Тез. докл. V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. — Мартин Л. Н. (1976). Детальное лихеноиндикационное картирование загрязнения воздуха в парке Кадриорг (Таллин). Матер. республ. конф. «Индикация природных процессов и среды». Вильнюс. — Мартин Л. Н., Ю. Л. Мартин. (1974а). Определение степени полеотолерантности лишайников при помощи линейной ординации. Folia Cryptogamica Estonica, 5. — Мартин Л. Н., Ю. Л. Мартин. (1974б). Сравнение двух индексов лишайниковых группировок, отражающих загрязнение воздуха. Folia Cryptogamica Estonica, 6. — Мережковский К. С. (1920). К познанию лишайников окрестностей Казани. Тр. Бот. музея Академии наук, 18. Л. — Питеранс А. В. (1965). Зоны распространения лишайников в городе Рига. В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту. — Трасс Х. Х. (1971). Полеотолерантность лишайников. Матер. VI симп. микологов и лихенологов Прибалтийских республик. — Baddelly M. S., B. W. Ferry, E. J. Finegan. (1972). The effects of sulphur dioxide on lichen respiration. Lichenologist, 5, 3—4. — Bauer E. (1973). Flechtenkartierung im Stadtgebiet Esslingen unter besonder Berücksichtigung einer Enzymkarte. Hohenheim. Arb. Schriftenr. Univ. Hohenheim, 74. — Bishop J. A., L. M. Cook, J. Muggleton, R. D. Seaward. (1975). Moths, lichens and air poluttion along a transect from Manchester to North Wales. J. Appl. Ecol., 12. — Brodo I. M. (1966). Lichen growth and cities: A study on Long Island, New York. Bryologist, 69, 4. — Doll R., A. Ziebold. (1976). Flechten als lufthygienische Bioindicatoren. Biol. Rundschau, 14, 2. — Ehmke W. (1973). Flechtenzönierung und Luftverunreinigung in Waiblingen. Hohenheim. Arb. Schriftenr. Univ. Hohenheim., 74. — Genu J.-M., M. Bon, Ch. Delzenne, F. Rose. (1973). Essai de cartographie de la pollution atmosphérique acide dans le Nord de la Françe en relation avec la toxiesensibilité des lichens épiphytes. C. r. Acad. sci., D276, 5. — Gilbert O. L. (1970a). Futher studies on the effect of sulphur dioxide on lichen and bryophytes. New phytologist, 69, 3. — Gilbert O. L. (1970б). A biological scale for the estimation of sulphur dioxide pollution. New Phytologist, 69, 3. — Hawksworth D. L. (1974). The Changing Flora and Fauna of Britain. — Hawksworth D. L., F. Rose. (1970). Qualitative Scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. Nature, 227, 5254. — Hawksworth D. L., F. Rose. (1976). Lichens as pollution monitors. — Jelinková E. (1973). Bemerkungen zur Einwirkung von Exhalationsprodukten auf epiphytische Flechten in der Umgebung des chemischen Werks DUSLO Sala. Acta Fac. rerum natur. Univ. Comen. Bot., 21. — Kreeb K. (1973). Projektzusammenfassende Wertung. Hohenheim. Arb. Schritenr. Univ. Hohenheim, 74. — Le Blanc F., D. N. Rao. (1966). Reaction de qulques lichenes et mousses épiphytiques á l'anhydride sulfureux dans la région de Sudbury, Ontario. Bryologist, 69, 3. — Le Blanc F., D. N. Rao, G. Comeau. (1972). Indices of atmospheric purity and fluoride pollution pattern in Arvida, Quebec. Canad. J. Bot., 50, 5. — Le Blanc F., J. De Sloover. (1970). Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. Canad. J. Bot., 48, 8. — Le Blanc F., J. De Sloover. (1972). Effect de l'industrialisation et de l'urbanisation sur la vegetation épiphyte de Montréal. Sarracenia, 15. — Martin L., H. Trass, Ju. Martin. (1974). Phytoindication of atmospheric pollution. Prospect of the Expo-74. — Martin Ju., H. Tamm. (1975). The state and prospect of the research of anthropotolerant vegetation in the Estonian S. S. R. Some aspects of botanical research in the Estonian S. S. R. — Nash T. H. (1972). Simplification of the Blue Mountain lichen communities near a Zinc factory. Bryologist, 75, 3. — Nylander W. (1866). Les lichens du Jardin du Luxemburg. Bull. Soc. Bot., 364—371. — Nylander W. (1896). Les lichens des environs de Paris. — Pišút I., E. Lisicka-Jelinková. (1974). Epiphytische Flechten in der Umgebung einer Aluminiumhütte in der Mittelslowakei. Biologia (ČSSR), 29, 1. — Puckett K. J., E. Nieboer, W. P. Flora, D. H. S. Richardson. (1973). Sulphur dioxide: its effect on photosynthetic ^{14}C fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity. New Phytologist, 72, 1. — Ranft H., H.-G. Dässler. (1972). Zur Rauchempfindlichkeit von Flechten und Moosen und ihrer Verwendung als Testpflanzen. Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch., 12, 3. — Rydzak J. (1953). Rozmieszczenie i ecologia porostów miasta Lublina. Ann. Univ. Marie Curie-Skłodowska, C8, 9. — Rydzak J. (1958). Influence of Small Towns on the Lichen Vegetation. Ann. Univ. Marie Curie-Skłodowska, C13, 16. — Rydzak J. (1968). Lichens as Indicators of the Ecological Conditions of the Habitat. Ann. Univ. Marie Curie-Skłodowska, C23, 10. — Rydzak J. (1970). Flora i ekologia porostów drzew przydroznich. Ann. Univ. Marie Curie-Skłodowska, C25, 15. — Rydzak J., J. Piorecki. (1971). Stan flory porostów w okolicach tarnobrzes kiego Zaglebia siarkowego. Ann. Univ. Marie Curie-Skłodowska, C26, 25. — Sahrakorpi S. (1973). Tampereen kaarnajäkälävyöhykkeet. Luonnon tutkija, 77, 2. — Seaward M. R. D. (1976). Performance of *Lecanora muralis* in an Urban Environment. Lichenology: Progress and Problems. — Seitz W. (1972). Flechtenwuchs und Luftverunreinigung im Grossraum von Saarbrücken. Berichte Dtsch. bot. Gesellschaft, 85, 5—6. — Showman R. E. (1972). Residual effects of sulphur dioxide on the net photosynthetic and respiratory rates of lichen thalli and cultured lichen symbionts. Bryologist, 75, 3. — Skye E. (1968). Lichens and Air Pollution. A study of cryptogamic epiphytes and environment in the Stockholm region. —

Søchting U., I. Johnsen. (1974). Changes in the distribution of epiphytic lichens in the Copenhagen area from 1936 to 1972. Bot. tidskr., 69, 1. — Stringer P. W., M. H. L. Stringer. (1974). Air pollution and the distribution of epiphytic lichens and bryophytes in Winnipeg, Manitoba. Bryologist, 77, 3. — Trass H. (1968). Indeks samlikurühmituste kasutämiseks ohu saatatuse mäaramiske. (Summary: An index for the utilization of lichen groups to determine air pollution). Eesti Loodus, 11, 10. — Trass H. (1973). Lichen sensitivity to the air pollution and index of poleotolerans (*I. P.*). Folia Crytogamica Estonica, 3. — Turian G., P. Desbaumes. (1975). Cartographie de quelques lichens indicateurs de la pollution atmosphérique à Genéve. Saussurea, 6. — Walter H., S. Seybold. (1975). Die Zonierung der Epiphytischen Flechten im Stuttgart Talkessel. Stuttg. Beitr. Naturk., A278. — Wirth V., R. Türk. (1975). Zur SO_2 Resistenz von Flechten verschiedener Wuchsform. Flora, 164, 2—3. — Wood F. A. (1968). Sources of plant pathogenic air pollutants. Phytopathology, 58, 8.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет.

Получено 26 IV 1977.

SUMMARY

In this article the influence of city growth and some anthropogenic factors (air pollution, trampling, old wood felling) on lichens in the region of Kazan is considered. Visible changes of species composition durind almost a hundred year period are noted: from the total list of 124 species, 21 species have been not found scince 1883 and 49 species — scince 1913; at the same time 23 species have been first met in 1976. The map of atmospheric pollution in the Kazan region was compiled using the index of poleotolerance of lichens (I. P.). On its basis three zones of pollution are distinguished. The conclusion is made on the possibility of using lichens as sensitive bioindicators.

УДК 57 : 581.48 : 582.635.3 : 581.9

М. Г. Николаева, Н. С. Воробьева

БИОЛОГИЯ СЕМЯН ЯСЕНЯ ОБЫКНОВЕННОГО *FRAXINUS EXCELSIOR* L. РАЗЛИЧНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

M. G. NIKOLAEVA, N. S. VOROBJEVA. THE BIOLOGY OF SEEDS OF *FRAXINUS EXCELSIOR* L. OF DIFFERENT GEOGRAPHICAL ORIGIN

Изучались особенности семян ясеня обыкновенного в связи с их географическим происхождением. Выделены три области, в которых семена ясеня обыкновенного различаются по соотношению размеров зародыша и семени K : I — западная — от северных границ распространения ясеня (Ленинградская обл.) до 48° с. ш., но не восточнее 34° в. д., где K=0.4—0.5; II — средневосточная — от 54 до 47° с. ш., от 36 до 45° в. д., где K=0.6; III — южная — к югу от 47° с. ш. независимо от долготы места произрастания растений, где K=0.7—0.9. Физиологические свойства семян ясеня также варьируют в зависимости от областей произрастания. Семена из области III характеризуются относительно неглубоким физиологическим покоем: их зародыши более развиты, а физиологический механизм торможения менее силен. Семена из областей I и II находятся в состоянии типичного морфо-физиологического покоя. Этот покой более глубок в области I. Различия обнаружены и в физиологических свойствах семян, формирующихся в пределах одной области.

Одним из наиболее распространенных видов ясеня в европейской части СССР является ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L. Как видно из рис. 1, северные границы его ареала проходят по южному берегу Финского залива на западе и в пределах Ярославской и Горьковской областей на востоке. Восточная граница ареала проходит несколько западнее реки Волги, однако в посадках он встречается и в других районах Союза. Ясень обыкновенный представляет собой ценную древесную породу: легкая и прочная древесина находит применение в машиностроении, и мебельной промышленности; он служит источником ряда ценных химических веществ и некоторых лечебных препаратов, в частности — заменителя хинина; наконец, это растение широко используется для озеленения населенных пунктов.

Однако разведение этого вида ясеня связано с большими трудностями. Во-первых, потому что у него наблюдается периодичность плодоношения (не чаще, чем через два года). Во-вторых, семенам свойствен покой. В-третьих, у семян сильно выражена неоднородность, которая также затрудняет получение дружных всходов. Покой семян ясеня является, по классификации М. Г. Николаевой (1974а), глубоким морфо-физиологическим, т. е. вызывается сочетанием недоразвития зародыша с присутствием сильного физиологического механизма торможения (ФМТ) прорастания. Зародыш большей частью не занимает всю полость эндосперма семени, а достигает 3/4, а иногда и менее 1/2 его длины. Для преодоления такого покоя семена рекомендуется стратифицировать при переменном температурном режиме — сначала 2 — 3 месяца в тепле для доразвития зародыша, затем 4—5 месяцев на холоде для снятия физиологического механизма торможения прорастания.

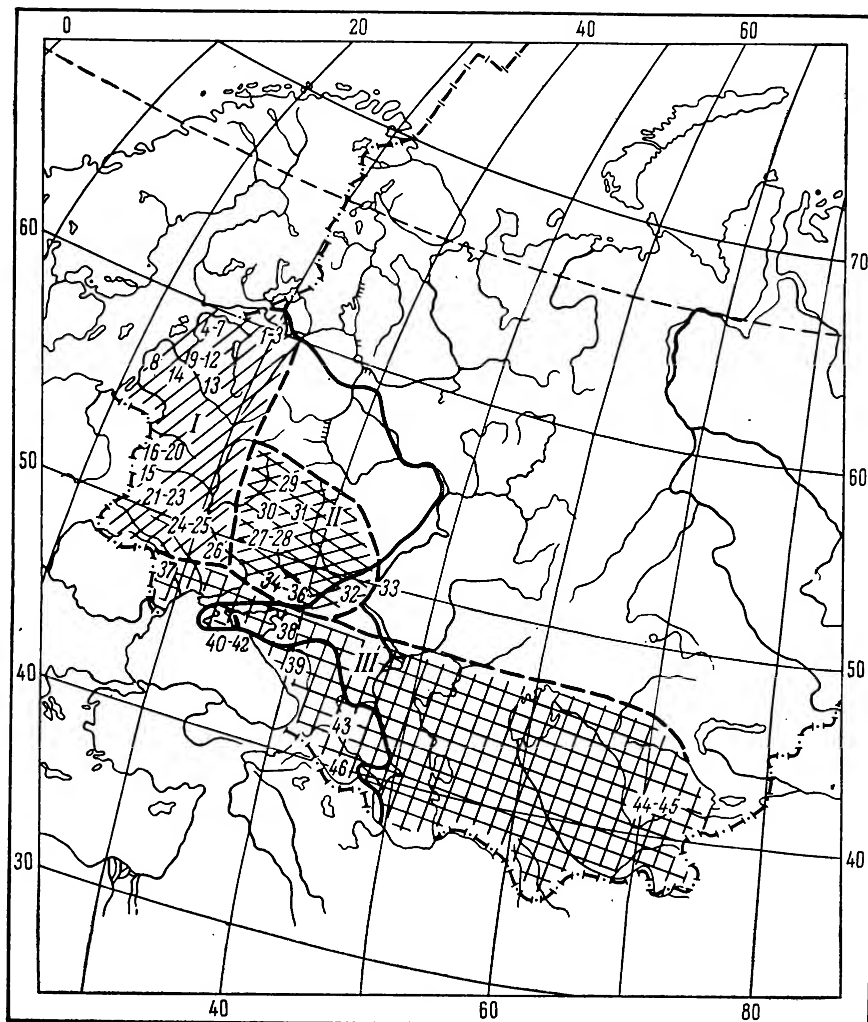


Рис. 1. Области распространения *Fraxinus excelsior* L. на территории СССР, ра чающиеся по величине отношения размеров зародыша к семени *K*.

Цифры соответствуют географическим пунктам, указанным в табл. 1; *жирная линия* — се восточная граница естественного распространения; *прерывистая* — границы областей произр ния ясеня, в которых образуются семена с разным *K*.

Биологии семян этого вида посвящена довольно большая литерату она содержит в основном отрывочные, а иногда и противоречивые данн Одной из наиболее примечательных особенностей ясеня обыкновенн является неоднократно отмечаемая вариабельность семян из разных гео фических пунктов как в их строении, так и в физиологических свойст Различия в свойствах семян, несомненно, должны учитываться при р работке режимов их предпосевной подготовки. В настоящей работе сдел попытка проследить зависимость свойств семян ясеня от географическ происхождения на основании собственных пятилетних исследован а также имеющихся литературных данных.

Характеристика семян

Ряд авторов указывают, что географическое происхождение сил сказывается на размерах зародыша и целого семени. В качестве харак ристики семян обычно используется отношение зародыша к семени длине или по весу. Оно выражается либо в виде коэффициента *K*, л в виде процентного отношения. По данным Д. Д. Минина (1954) и Н. Н.

расовой (1956), по мере продвижения с юга на север величина семени возрастает, а размер зародыша уменьшается: в результате *K* становится меньше. Подчеркивается, что эти изменения имеют закономерный и постепенный характер (Заборовский, Варасова, 1959), однако эти выводы основаны на довольно эпизодических наблюдениях. Кроме того, одни авторы определяли отношение зародыша к семени по длине (Минин, 1954; Савченко, 1966; Брокс, 1969; Юдин, 1973), а другие (Ярошенко и др., 1953; Варасова, 1956) — по весу, что затрудняет сопоставление данных.

Нами был проведен анализ более 20 образцов семян, полученных в течение ряда лет из различных районов Советского Союза. Измерения длины зародышей и семян, а также веса семян производили в 30 повторностях после 5 дней их намачивания в воде при 15—16° С. Кроме того, были собраны имеющиеся в литературе аналогичные сведения. Все эти данные сведены в табл. 1 в порядке уменьшения географической широты и возрастания долготы пунктов сбора семян. Из таблицы следует, что колебания веса и длины семян ясеня обыкновенного не носят закономерного характера. Как в самых северных, так и в южных пунктах сбора встречались семена с весом 100 штук от 3 до 7.4 г и длиной от 11 до 22 мм. Далее видно, что изменения длины и веса семян часто происходят независимо друг от друга. Так, семена из Волгоградской обл. длиной 12 и 13 мм имели вес соответственно 4.0 и 6.8 г, а гораздо более крупные семена из Ташкента (16—17 мм) весили всего 4.1 г (Минин, 1954; Юдин, 1967). Это, вероятно, можно объяснить разными условиями созревания семян. Более того, Минин указывает, что нередко в одной и той же партии встречаются разные по размеру и весу семена: в 1949 г. в Алуште были собраны семена, 100 штук которых весили 3.8 и 6.4 г, а отношение размеров зародыша и семени было одинаковым (0.8—0.9). Аналогичное явление отмечено нами для семян из г. Винницы. Таблица показывает, что отношение размеров зародыша к семени действительно изменяется соответственно географическому пункту сбора. Однако изменения этого отношения не носят постепенного характера по мере изменения широты места их формирования, как это указывают Е. П. Заборовский и Н. Н. Варасова (1959).

Данные, которыми мы располагаем, позволяют выделить три географические области (рис. 1), в пределах которых *K* более или менее постоянно: I — западная область, которая простирается от северной границы ареала до 48° с. ш. и на восток до 34° в. д. Отношение зародыша к семени здесь колеблется от 0.4 до 0.5; II — средневосточная область, находится между 54 и 47° с. ш., но восточнее I области (36—45° в. д.); семена ясеня обыкновенного из этой области характеризуются величиной K=0.6, наконец, III — южная область, расположена к югу от 47° с. ш. независимо от долготы (29—69° в. д.), где *K* возрастает до 0.7—0.9.

Некоторые исследователи пытались определить связь между метеорологическими условиями во время созревания и свойствами семян, в частности семян ясеня. По данным Кречетовой (1971), высокая температура и обильные осадки способствуют накоплению сахаров в семенах *Fraxinus mandshurica*, а при низкой влажности воздуха в них образуется много белков. Я. Я. Броксу (1969) не удалось найти зависимость морфологических и физиологических свойств семян ясеня обыкновенного от метеорологических условий в ЛатвССР. Мы попытались проследить влияние на свойства семян ясеня обыкновенного ряда климатических показателей мест сбора: средней многолетней температуры самого холодного (января) и самого жаркого (июля) месяцев, суммы осадков за год и за январь и июль, относительной влажности воздуха в июле, когда интенсивно идет формирование семян. Однако установить какую-либо зависимость характеристик семян ясеня от указанных показателей нам также не удалось. Выяснение этих связей представляет весьма сложную задачу.

Наряду с изменениями, которые наблюдаются в зависимости от широты и долготы мест формирования семян ясеня обыкновенного, их свойства меняются и в связи с высотой его произрастания в горах. В табл. 2 приведены имеющиеся в литературе данные такого рода. Мы видим, что наблю-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика семян ясеня обыкновенного разного географического происхождения

Область произрастания	№ образца	Места и год сбора семян	Координаты мест сбора, °		Характеристика семян				Литературная ссылка *
			широта с. ш.	долгота, в. д.	вес 100 шт., г	длина, мм	отношение зародыша к семени		
							по весу	по длине	
I — западная	1	Ленинград (1951)	61	29	4.9	—	0.2	0.4—0.5	Заборовский, Варасова (1959)
	2	То же (1964)	61	29	4.3	—	—	0.5	Юдин (1967)
	3	» » (1973)	61	29	4.5	18	—	0.6	
	4	ЭССР, Хаапсалу (1970)	60	25	5.0	16	—	0.4	
	5	То же	60	25	3.0	12	—	0.5	
	6	» »	60	25	3.0	11	—	0.5	
	7	» » (1972)	60	25	3.0	13	—	0.5	
	8	ЛатвССР, Кулдига (1973)	57	22	4.0	20	—	0.4	
	9	Бауска (1948)	56	24	4.1	—	0.2	0.4—0.5	Заборовский, Варасова (1959)
	10	То же (1967)	56	24	—	—	—	0.5	Брокс (1969)
	11	» » (1972)	56	24	5 0	15	—	0.5	
	12	» » (1974)	56	24	5.0	15		0.5	
	13	Екабпилс (1971)	56	25	5.0	15	—	0.4	
	14	Огре (1970)	56	26	5.0	15	—	0.5	
	15	БССР, Кобрин (1972)	53	25	6.0	16	—	0.5	
	16	Столин (1972)	53	24	6.0	20	—	0.4	
	17	Брест (1966)	53	23	—	—	—	0.4	Савченко (1966)
	18	То же (1970)	53	23	—	—	—	0.5	Ляшук (1971)
	19	» (1972)	53	23	4.0	22	—	0.5	
	20	» (1972)	53	23	—	16	—	0.4	Юдин (1973)
	21	УССР, Ровно (1966)	51	26	4.0	—	—	—	»
	22	То же (1972)	51	26	5.0	16	—	0.5	
	23	» » (1973)	51	26	5.0	16	—	0.5	
	24	Винница (1972)	49	28	5.0	16	—	0.4	
	25	» (1972)	49	28	3.0	13	—	0.5	
	26	Кировоград (1972)	48	34	4.0	16	—	0.5	

Там, где отсутствуют ссылки на источники, приведены данные авторов настоящей статьи.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Область произрастания	№ образца	Места и год сбора семян	Координаты мест сбора, °		Характеристика семян				Литературная ссылка *
			широта с. ш.	долгота, в. д.	вес 100 шт., г	длина, мм	отношение зародыша к семени		
							по весу	по длине	
II — средне-восточная	27	Харьков (1950)	50	36	—	—	—	0.5—0.6	Доля (1953)
	28	» (1973)	50	36	4.0	15	—	0.6	
	29	РСФСР, Орловская обл. (1948)	54	36	7.4	—	—	0.5	Минин (1954)
	30	Курская обл. (1949)	53	36	3.7	—	0.4	0.6	Заборовский, Варасова (1959)
	31	Воронежская обл. (1951)	53	39	3.6	—	0.3	0.6	» »
	32	Волгоградская обл. (1946)	49	45	4.0	12	—	0.6	Минин (1954)
	33	То же (1948)	49	45	6.8	13	—	0.6	»
	34	Ростов-на-Дону (1947)	47	39	7.3	—	—	0.6	»
	35	То же (1948)	47	39	5.1	—	—	0.6	
	36	» » (1974)	47	39	4.0	16	—	0.6	
III — южная	37	МССР, Кишинев (1952)	46	29	3.3	—	0.5	0.7	Заборовский, Варасова (1959)
	38	РСФСР, Краснодар (1958)	45	39	4.6	—	—	0.8	Юдин (1967)
	39	Майкоп (1948)	44	40	2.3	—	0.6	0.8	Заборовский, Варасова (1959)
	40	УССР, Алушта (1949)	43	34	3.8	—	—	0.9	Минин (1954)
	41	То же	43	34	6.4	—	—	0.8	»
	42	» » (1950)	43	34	3.0	—	0.7	0.7	Заборовский, Варасова (1959)
	43	ГрузССР, Тбилиси (192).	42	45	8.9 **	37 **	—	—	Панцхава (1963)
	44	УзССР, Ташкент (1958)	41	69	4.1	16	—	0.9	Юдин (1967)
	45	То же (1976)	41	69	4.0	15—17	—	0.7	
	46	АрмССР, Ереван (1953)	40	45	3.6	—	0.6	0.7	Заборовский, Варасова (1959)

** Длина и вес плода.

дается четкая закономерность: при возрастании высоты местности вместе со снижением температуры воздуха и увеличением количества осадков уменьшается вес и длина плодов ясеня, а относительная длина зародыша возрастает. Пока остается малообъяснимым тот факт, что *K* семени ясеня в зависимости от широтного распространения растений возрастает на юге, т. е. в более теплых климатических условиях, в то время как в условиях вертикальных различий *K* семян ясеня увеличивается с высотой местности, т. е. с похолоданием. Можно лишь предположить, что в последнем случае вступают в силу иные факторы: с увеличением высоты рост семени тормозится гораздо сильнее, чем рост зародыша в нем.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика плодов и семян ясеня обыкновенного в зависимости от высоты места их формирования

Место сбора семян	Расположение мест сбора над уровнем моря, м	Средние многолетние климатические данные *			Год сбора	Вес 100 штук, г **	Длина плода, мм	Отношение зародыша к семени по длине	Литературная ссылка
		температура, °С		сумма осадков за год, мм					
		января	июля						
Поселки в ГрузССР									
Ахалдаба	700—800	0.5	24.2	510	1962	8.9 **	37	—	Панцхава (1963)
Цеми	1100—1200	3.1	23.6	1160		4.9	22	—	» »
Бакуриани	1650—1850	—6.8	12.9	1371		4.2	20	—	» »
АрмССР	Долина	1.0	25.0	229	1953	3.6	—	0.7	Заборовский,
	Среднегорье	—6.0	18.0	650	1968	3.0	—	0.7	Варасова, (1959)
	Высокогорье	—13.0	15.0	814	1969	2.5	—	0.8	Григорян (1972)

* Данные получены в архивах Государственной обсерватории им. Воейкова (таблицы ТМ-1).
** В этой графе строки 1—3 — плоды, 4—5 — семена.

Естественно ожидать, что морфологические различия семян, собранных в разных географических областях, сказываются на их физиологических свойствах, в частности на условиях доразвития и прорастания зародышей и семян.

Рост зародыша в семенах

Недоразвитие зародыша у ясеня обыкновенного проявляется не только в малых его размерах относительно семени, но также в отсутствии комплексов клеток в гипокотиле зародыша и недоразвитии апексов побега и корня (Ляшук, 1971). Рост и доразвитие зародыша являются необходимым условием нарушения покоя и последующего прорастания семян. Этот процесс происходит постепенно во время стратификации. Ряд авторов (Доля, 1953, 1955; Минин, 1954; Варасова, 1956) указывают, что температура стратификации, необходимая для прорастания семян, сильно зависит от их географического происхождения. Семенам северного происхождения теплый период стратификации необходим для того, чтобы начался процесс доразвития зародыша. По данным В. Г. Юдина (1973), оптимальной температурой для доразвития зародыша в семенах из Бреста является 15—16°. Между тем в семенах южного происхождения доразвитие зародыша может происходить не только в тепле, но и в условиях постоянных низких температур (Заборовский, 1963).

Нами было проведено изучение роста зародыша в семенах, полученных из Латвии, при различных постоянных температурах (рис. 2). Для измерения длины зародышей в процессе стратификации бралось также 30 семян. Из приведенных данных следует, что при 15—16° доразвитие зародыша,

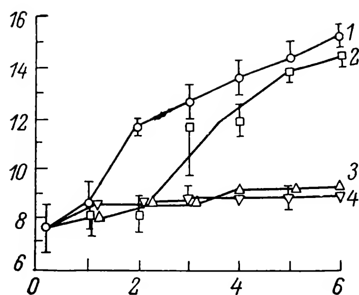


Рис. 2. Рост зародыша в семенах *Fraxinus excelsior* (ЛатвССР, Бауска, сбор 1972 г., K=0.5, 0.5 года сухого хранения) во время стратификации при разной постоянной температуре (°С).

1 — 15—16, *2* — 9—10, *3* — 5—6, *4* — 0—3. Здесь и на рис. 3: *по оси абсцисс* — продолжительность стратификации (мес.), *по оси ординат* — длина зародышей (мм).

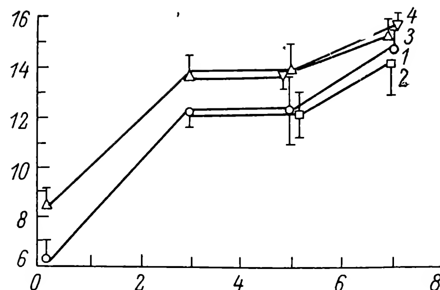


Рис. 3. Рост зародыша в семенах *Fraxinus excelsior* разного географического происхождения в ходе стратификации.

1, *2* — ЛатвССР, Бауска, сбор 1974 г., K=0.5, 1.5 года сухого хранения; *3*, *4* — УССР, Ровно, сбор 1973 г., K=0.5, 2 года сухого хранения. Стратификация 3 месяца при 15—16°, затем на холоде: *1*, *3* — 4 месяца при 0—3°; *2*, *4* — 4 месяца при 5—6°.

начавшись спустя месяц пребывания семян в этих условиях, идет успешно; при 9—10° рост зародыша, начавшись только через 2 месяца, также происходит достаточно энергично. Между тем в условиях более низких температур зародыш практически не растет. Лишь после 18 месяцев выдерживания семян при 5—6° было отмечено увеличение размеров зародыша (на 2 мм, т. е. около 40%). Наблюдения за поведением зародышей в семенах ясеня обыкновенного, полученных из различных пунктов западной области, в условиях как постоянной теплой (15—16°), так и двухэтапной стратификации (3 месяца при 15—16, затем при 5—6 и 0—3° С) позволяют выявить определенные различия (табл. 3). В тепле рост зародыша в семенах всех образцов начинался в течение первого месяца и заканчивался в семенах из Эстонии спустя 5 месяцев, а в семенах из более южных мест — через 6 месяцев. При двухэтапной стратификации в семенах из Эстонии и Латвии рост зародыша заканчивался также спустя 5 месяцев, в то время как в семенах

ТАБЛИЦА 3

Рост зародыша в процессе стратификации в семенах ясеня обыкновенного разного географического происхождения (сбор 1972 г.)

Длительность стратификации (дни) при температуре, °С		Географическое происхождение семян									
		ЭССР, Хаапсалу		ЛатвССР, Бауска		БССР, Брест		УССР, Ровно		УССР, Винница	
15—16	5—6	длина зародыша, мм	K	длина зародыша, мм	K	длина зародыша, мм	K	длина зародыша, мм	K	длина зародыша, мм	K
5	—	7±0.4	0.5	9±0.2	0.5	7±0.1	0.5	8±0.5	0.5	7±0.2	0.4
20	—	8±0.1	0.6	—	—	8±0.2	0.5	8±0.6	0.5	8±0.2	0.5
30	—	8±0.3	0.6	9±0.9	0.6	9±0.5	0.6	9±0.3	0.6	8±0.2	0.5
60	—	10±0.5	0.8	12±0.2	0.8	10±0.3	0.6	10±0.5	0.6	9±0.1	0.6
90	—	12±0.2	0.9	13±0.7	0.9	11±0.2	0.7	11±0.4	0.7	11±0.3	0.7
120	—	12±0.3	0.9	13±0.1	0.9	12±0.2	0.8	12±0.2	0.8	12±0.5	0.8
150	—	13±0.2	1.0	14±0.4	0.9	14±0.4	0.9	13±0.2	0.9	14±0.2	0.9
180	—	13±0.3	1.0	15±2.0	1.0	16±0.5	1.0	16±0.8	1.0	16±0.1	1.0
60	120	—	—	—	—	15±0.8	0.9	16±0.6	1.0	16±0.2	1.0
90	30	12±0	0.9	14±0.7	0.9	11±0.5	0.6	11±0.2	0.7	11±0.3	0.6
90	60	13±0.5	1.0	15±1.5	1.0	11±0.3	0.7	11±0.3	0.7	11±0.5	0.7
90	90	13±0.5	1.0	15±1.0	1.0	12±0.5	0.8	11±0.2	0.7	12±0.3	0.8
90	120	13±0.5	1.0	15±0.4	1.0	14±0.2	0.9	13±0.3	0.8	13±0.1	0.8
90	150	13±0.5	1.0	15±0.3	1.0	15±0.3	0.9	14±0.2	0.9	14±0.4	0.9
90	180	13±0.5	1.0	15±0.2	1.0	16±0.1	1.0	16±0.3	1.0	16±0	1.0

более южного происхождения он продолжался до 9 месяцев. Как видно из рис. 3, перенос семян из тепла на холод вызывал приостановку роста зародышей на 2 месяца. Различия в температуре холодного этапа стратификации существенного влияния на ход доразвития зародыша не оказали.

Способность изолированных зародышей к росту

Наряду с темпами доразвития зародыша важной характеристикой его состояния является способность к росту после извлечения из семени. Так, зародыши, извлеченные из нестратифицированных семян, собранных в Белоруссии, были не способны к нормальному росту (Далецкая и др., 1968), а зародыши из семян южной репродукции (Краснодар, Ташкент) росли в тепле без предварительной стратификации (Юдин, 1967; Николаева, 1967). Н. И. Доля (1953) нашел, что сухое хранение семян ясеня значительно усиливает способность их зародышей к росту. Известно, что темпы и характер прорастания изолированных зародышей сильно зависят также от условий и длительности стратификации; при этом большое значение имеет степень их доразвития. Выдерживание семян только на холоде не способствует доразвитию и не усиливает способности зародышей к прорастанию (Заборовский, Варасова, 1959; Юдин, 1973). Имеются указания, что только теплая стратификация не всегда способна обеспечить нормальный рост зародышей; он идет наиболее энергично после воздействия на семена низкой температурой (Далецкая и др., 1968).

Наблюдения за ростом зародышей проводились нами после разных сроков стратификации семян: 5 дней, 2 или 6 месяцев при постоянной температуре 15—16°, а также 2 месяца при 15—16°, затем 4 месяца при 5—6°. В опытах использовали семена ясеня, полученные из различных пунктов западной области (ЛатвССР, Бауска; БССР, Кобрин; УССР, Ровно). Извлеченные из семян зародыши проращивали при 20° на свету или в темноте в чашках Петри в двух повторностях по 20 штук в каждой в течение 22 дней.

Как видно из табл. 4, зародыши, извлеченные из нестратифицированных семян (после 5 дней намачивания), практически не росли ни на свету, ни в темноте. По мере доразвития в процессе стратификации семян у зародышей появлялась способность к росту. При этом обнаруживались различия в их поведении в зависимости от происхождения семян и условий освещения во время выращивания. Эти различия проявлялись наиболее сильно после 2 месяцев теплой стратификации. Зародыши, извлеченные из семян, собранных в Латвии и Белоруссии и выдержанные в течение 2 месяцев при 15—16°, прорастали на свету примерно на 30%, а в темноте — не более чем на 10%. Между тем зародыши из семян, полученных из Ровно, за тот же срок дали более 60% проростков как на свету, так и в темноте.

ТАБЛИЦА 4

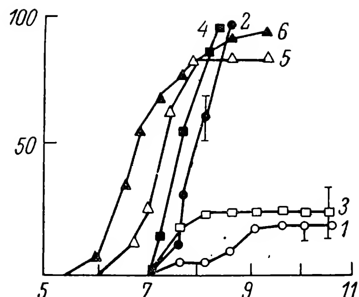
Рост зародышей, изолированных из семян ясеня обыкновенного разного географического происхождения (сбор 1972 г.)

Условия стратификации семян	Географическое происхождение семян					
	ЛатвССР, Бауска		БССР, Кобрин		УССР, Ровно	
	% зародышей, образовавших корни за 22 дня проращивания при 20° С					
	на свету	в темнсте	на свету	в темноте	на свету	в темноте
5 дней 15—16° С	7	0	7	7	10	0
2 месяца 15—16°	33	10	30	5	65	67
6 месяцев 15—16°	84	70	80	70	93	90
2 месяца 15—16°, затем 4 месяца 5—6°	100	95	100	95	100	100

Рис. 4. Прорастание семян *Fraxinus excelsior* разного географического происхождения в зависимости от температуры стратификации.

1, 2 — ЛатвССР, сбор 1972 г., *K*=0.5, 1.5 года сухого хранения; *3, 4* — УССР, Ровно, сбор 1973 г., *K*=0.5, 2 года сухого хранения; *5, 6* — Ростов-на-Дону, сбор 1974 г., *K*=0.6, 1 год сухого хранения. Стратификация 3 месяца при 15—16°, затем на холоде: *1, 3, 5* — 5—6°; *2, 4, 6* — 0—3°. Проращивание при температуре стратификации.

На оси абсцисс — продолжительность стратификации (мес.), *на оси ординат* — прорастание семян (%).



Увеличение длительности теплой стратификации до 6 месяцев обеспечивало нормальный рост подавляющего большинства зародышей из семян всех образцов; при этом резких различий в росте на свету и в темноте не обнаруживалось. Однако наиболее энергично и полно рост зародышей независимо от происхождения семян имел место после двухэтапной стратификации.

Условия прорастания семян

Несмотря на то что доразвитие зародыша является необходимым условием прорастания семян, оно не может служить показателем их готовности к прорастанию. Как мы видим, рост зародыша в семенах происходит успешно в тепле (рис. 2), тогда как семена в этих условиях прорасти не могут. Только последующая холодная стратификация, снимающая физиологический механизм торможения, приводит к прорастанию семян.

В литературе имеется довольно много сведений о прорастании семян ясеня обыкновенного. Однако из них не удается составить определенного представления об оптимальных условиях прорастания. Это объясняется тем, что исследователи работают с семенами, весьма различными по степени зрелости, географическому происхождению, длительности сухого хранения и условиям стратификации. Следует также упомянуть, что одни авторы (Николаева, Юдин, 1963, 1964; Брокс, 1969) проводили опыты в контролируемых условиях, а другие (Доля, 1957а, б; Заборовский, Варасова, 1959; Савченко, 1966; Григорян, 1972, и др.) использовали для стратификации помещения, где имели место колебания температуры, либо после сбора высевали их непосредственно в открытый грунт. Обычно сообщается, что для семян ясеня обыкновенного необходима стратификация сначала в тепле, а затем на холоде. При этом одни авторы указывают, что наилучшие результаты получаются, если холодную стратификацию проводить при 0—3°, другие в качестве оптимальной температуры называют 5—7°. Имеются также указания, что стратифицированные семена следует проращивать в тепле. Продолжительность каждого этапа стратификации варьирует в зависимости от географического происхождения семян. Так, например, семена из Ленинграда и Латвии хорошо прорастали после стратификации в течение 3 месяцев при 18—20°, затем 4—5 месяцев на холоде в то время как семена из Крыма успешно проросли всего за 4 месяца: 1 месяц в тепле (18—20°) и 3 месяца на холоде (5°) (Доля, 1955; Заборовский, 1963). По данным Николаевой и Юдина (1964), семена южной репродукции (Краснодар) с крупным зародышем успешно подготовлялись к прорастанию при одной низкой температуре. Более того, семена из Ташкента прорастали после выдерживания их при 8—10°.

В наших опытах семена ясеня из разных мест сбора: в области I —из Эстонии, Латвии, Белоруссии и Украины, а в области II — из Ростова-на-Дону — после разных сроков сухого хранения помещали на стратификацию в течение 3 месяцев при 15—16°, а после этого при 5—6 или 0—3°. Стратификацию проводили в капроновых мешочках во влажном сфагнуме в условиях политермостатной установки (колебания температуры ±1°) по 50 семян в двух повторностях. Было обнаружено, что семена из области I начинали прорастать после 7 месяцев стратификации. Прораста-

ние семян из Ростова началось на 1 месяц раньше (рис. 4). Однако из табл. 5 следует, что семена всех образцов успешно выходили из покоя при температуре холодного этапа стратификации 0—3°. При этом прорастание проходило одинаково успешно как в условиях стратификации, так и после переноса семян в условия при 9—10°. В то же время температура холодного этапа 5—6° оказалась неблагоприятной для нарушения покоя семян всех образцов из области I. В этих условиях прорастание не превышало 22%. Между тем прорастание семян из Ростова-на-Дону (область II) успешно происходило не только при 0—3°, но и при 5—6°, хотя при более низкой температуре оно шло несколько быстрее.

Сухое хранение в течение 6—24 месяцев не оказало сколько-нибудь заметного влияния на чувствительность семян всех испытанных образцов к температурным условиям стратификации, и только после 36 месяцев хранения наблюдалось снижение всхожести.

ТАБЛИЦА 5

Прорастание семян ясеня обыкновенного разного происхождения в зависимости от условий стратификации

Место и год сбора	Сухое хранение, мес.	*K*	Прорастание, в % после стратификации в течение 3 месяцев при 15—16°, затем при	
			5—6°	0—3°
ЭССР, Хаапсалу (1972)	12	0.5	10	—
	18	0.5	—	92
	36	0.5	10 *	78 *
ЛатвССР, Бауска (1972)	6	0.5	20	92
То же (1974)	18	0.5	18	98
Кулдига (1973)	24	0.4	5 *	95 *
БССР, Кобрин (1972)	12	0.5	15	—
УССР, Ровно (1972)	12	0.5	20	—
То же (1973)	24	0.5	22	98
Винница (1972)	12	0.4	22	—
РСФСР, Ростов-на-Дону (1974)	12	0.6	88	98

* Проращивание при 9—10° после 4.5 месяца холода.

Обсуждение результатов

Анализ имеющихся в литературе сведений и результатов наших исследований указывает на необычный полиморфизм семян ясеня обыкновенного. Следует оговориться, что для полного выявления этого полиморфизма имеющегося материала, конечно, не достаточно. Тем не менее представленные в статье данные указывают на то, что нельзя согласиться с точкой зрения, утвердившейся в литературе, о том, что с севера на юг происходит закономерное уменьшение длины и веса семени и зародыша, за счет чего меняется *K*. Собранные нами данные показали, что длина и вес семян изменяются зачастую независимо друг от друга. Закономерные изменения этих величин наблюдаются только в связи с вертикальной зональностью. Между тем независимо от длины семени величина *K* и в равнинных условиях, и в горах претерпевает довольно закономерные изменения, при этом морфологические свойства семян этого вида ясеня меняются не только в зависимости от широты, как это было принято считать, но и от долготы места их формирования.

Данные, которыми мы в настоящее время располагаем, позволяют выделить на территории СССР три области произрастания ясеня обыкновенного, в которых семена различаются по величине *K*: I — западную, II — средневосточную, III — южную; область I, где *K* не превышает 0.5, простирается от северной границы произрастания ясеня (Ленинградская обл.) до Украины включительно, но не заходит на восток далее 34° в. д., область II охватывает восточные районы средней полосы европейской части СССР

(Курскую, Харьковскую, Волгоградскую области) от 54 до 47° с. ш., от 36° до 45° в. д. Здесь $K=0.6$. В области III, южнее 47° с. ш., независимо от долготы места произрастания ясеня, эта величина возрастает до 0.7—0.9. При этом, по-видимому не имеет значения, формируются ли семена в естественных насаждениях или в культурных посадках, далеко за пределами естественного ареала (Ташкент).

Остается неясным, является ли величина K наследственно закрепленным признаком растений, произрастающих в разных областях, или определяется метеорологическими условиями. Попытки обнаружить зависимость этой величины от различных климатических показателей, предпринимавшиеся рядом исследователей и нами, не дали результатов. Выявить такую зависимость, вероятно, можно при учете колебаний температуры и влажности в узком временно́м интервале в период созревания семян, т. е. учитывая сопряженность климата с сезонной ритмикой формирования семян. Эта зависимость обнаруживается лишь при рассмотрении различий в морфологии плодов и семян ясеня обыкновенного, произрастающих на разной высоте в горах Грузии и Армении (Панцхава, 1963; Григорян, 1972). Мы видим, что с высотой по мере понижения температуры и увеличения количества осадков уменьшается длина и вес плодов и семян, однако величина K возрастает. Можно предполагать, что увеличение K с высотой является следствием более сильной задержки роста семени, чем зародыша. В результате мы сталкиваемся с несколько парадоксальным явлением: в равнинных условиях K на юге, т. е. в более теплом климате, выше, чем в более северных местах произрастания, а в горах K увеличивается с высотой и, следовательно, по мере похолодания.

Географическое происхождение оказывает глубокое влияние и на физиологические свойства семян. Литературные данные и наши наблюдения показывают, что зародыши в семенах южного происхождения (область III) развиты значительно больше, а ФМТ у них менее сильный, чем в семенах северной репродукции, поэтому диапазон температур, при которых происходит доразвитие и устранение ФМТ, весьма широк, а сроки стратификации для семян с юга могут быть значительно короче. Таким образом, можно считать, что на юге семена ясеня характеризуются сравнительно неглубоким физиологическим покоем. Семена, формирующиеся в западной (I) и средневосточной (II) областях, находятся в состоянии типичного глубокого морфо-физиологического покоя и нуждаются в двухэтапной стратификации. Границы температурного интервала, в котором происходят доразвитие зародыша, а также устранение ФМТ, у таких семян гораздо у́же. Но у семян из средневосточной области покой менее глубок, чем у семян из западной области. Оптимальной температурой первого этапа для семян из обеих областей является 15—16°; снижение температуры до 10° задерживает процесс, а при еще более низких температурах доразвитие практически не идет. Однако для нарушения ФМТ семян ясеня обыкновенного из области I необходима холодная стратификация при 0—3°; небольшое повышение температуры до 5—6° резко ухудшает прорастание семян. Между тем семена из области II (Ростов-на-Дону) могут успешно выходить из покоя и при 5—6°.

Интересно, что и в пределах одной области физиологические свойства семян также не одинаковы. Так, в пределах области I, в которой формируются семена с $K=0.4$—0.5, доразвитие зародыша происходит по-разному. У семян из северных районов этой области оно идет гораздо более быстрыми темпами, чем у семян из южных районов. Вариабельность семян ясеня, вероятно, связана не только с географическим происхождением, но и с полигамией, характерной для этого вида.

Особенно сильные различия у семян с разным географическим происхождением проявляются при проращивании изолированных зародышей. Из работы Юдина (1967) следует, что более развитые зародыши из семян южного происхождения могут прорастать без всякой стратификации. К этому практически совсем неспособны зародыши семян из областей I и II, длина которых по отношению к длине семени не превышает 0.6. Способ-

ность прорастать появляется у таких зародышей в процессе доразвития, на свету она проявляется значительно успешнее, чем в темноте. После 2 месяцев пребывания семян в тепле выявляются особенно четко различия в поведении зародышей из семян разного происхождения даже в пределах одной области. В частности, зародыши из семян, формирующихся в наиболее южных районах области I (Ровно), после такой стратификации трогаются в рост значительно быстрее, чем зародыши из семян, собранных в более северных районах (Брест, города ЛатвССР). При этом условия освещения не оказывают на рост зародышей существенного влияния. После 6 месяцев пребывания семян в тепле такие зародыши быстро и полно прорастают. Большой интерес представляет то обстоятельство, что зародыши из семян, выдержанных при 15—16° в течение 2—6 месяцев, быстро прорастают и дают нормальные сеянцы. В то же время семена не выходят из покоя под влиянием одной теплой стратификации.

Выводы

1. Семена ясеня обыкновенного характеризуются сильно выраженной вариабельностью в зависимости от их географического происхождения.

2. Выделены три области, в которых семена ясеня обыкновенного различаются по K: западная (I) — от северных границ распространения ясеня (Ленинградская обл.) до 48° с. ш., не восточнее 34° в. д., K=0.4—0.5; средневосточная (II) — от 54 до 47° с. ш., от 36 до 45° в. д., K=0.6; южная (III) — к югу от 47° с. ш., независимо от долготы места произрастания растений, K=0.7—0.9.

3. Семена из области I сильно отличаются от семян из областей и III по глубине и даже типу покоя, условиям и темпам его нарушения.

4. В пределах одной области имеет место физиологическая неоднородность семян, которая отчетливо проявляется в ходе доразвития зародыша и особенно при проращивании зародышей, изолированных из частично стратифицированных семян.

ЛИТЕРАТУРА

Брокс Я. Я. (1969). Влияние и последействие переменной температуры на прорастание семян и устойчивость сеянцев некоторых видов лесных древесных растений. Автореф. канд. дис. Рига. — Варасова Н. Н. (1956). Особенности семян ясеня обыкновенного различного географического происхождения. Тр. Бот. инст. АН СССР, 4, 11. — Григорян Е. А. (1972). Опыт выращивания некоторых деревьев и кустарников из незрелых семян. Автореф. канд. дис. Ереван. — (Далецкая Т. В., М. Г. Николаева, А. А. Ахмедов). — Daleckaja T. V., M. G. Nikolaeva, A. Ahmedov. (1968). A study of the effect of gibberellin A_3 on the seeds and embryos of *Fraxinus excelsior* L. Int. symp. on physiol. of woody plants. Kornik, Poland. — Доля Н. И. (1953). К вопросу о физиологии прорастания зародышей семян ясеня обыкновенного. ДАН СССР, 88, 4. — Доля Н. И. (1955). Подготовка семян ясеня обыкновенного к посеву. Зап. Харьковск. с.-х. инст., 10. — Доля Н. И. (1957а). Влияние температуры на прорастание семян и рост проростков ясеня обыкновенного. Зап. Харьковск. с.-х. инст., 16 (53). — Доля Н. И. (1957б). Определение степени готовности к прорастанию семян ясеня обыкновенного. Зап. Харьковск. с.-х. инст., 16 (53). — Заборовский Е. П. (1963). Биологические особенности прорастания и методы предпосевной подготовки семян некоторых древесных пород. — Заборовский Е. П., Н. Н. Варасова. (1959). Биология прорастания семян ясеня обыкновенного и условия подготовки их к посеву. Сб. работ ЛНИИЛХ, 3. — Кречетова Н. В. (1971). Сравнительная характеристика семян ясеней. Сб. тр. Воронежск. ЛТИ, 33. — Ляшук А. И. (1971). Анатомические изменения зародыша *Fraxinus excelsior* L. в процессе стратификации семян. Бот. ж., 56, 11. — Минин Д. Д. (1954). Подготовка к посеву семян ясеня обыкновенного. В кн.: Вопросы выращивания защитных лесных насаждений. М. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Николаева М. Г. (1974а). Дополнения к классифииации типов покоя семян. В кн.: Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск. — Николаева М. Г. (1974б). Роль фитогормонов в процессах созревания и прорастания семян. — В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск. — Николаева М. Г., В. Г. Юдин. (1963). Действие гибберeллина на семена древесных растений. ДАН СССР, 150, 3. — Николаева М. Г., В. Г. Юдин. (1964). Методы ускорения предпосевной подготовки семян древесных

растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, 4, 17. — Панцхава А. Д. (1963). Материал для изучения биоэкологических свойств семян ясеня обыкновенного. Тр. Тбил. инст. леса. — Савченко А. И. (1966). Подготовка труднопрорастающих семян к посеву. — Юдин В. Г. (1967). Прорастание изолированных зародышей некоторых видов ясеня. Тр. Бот. инст. АН СССР, 4, 19. — Юдин В. Г. (1973). Применение политермостатной установки для изучения биологии прорастания семян. Бот. ж., 58, 6. — Ярошенко Г. Д., Е. А. Григорян, Э. К. Лавчьян. (1953). Особенности прорастания семян некоторых древесных и кустарниковых пород в зависимости от условий среды. Бюлл. Бот. сада АН АрмССР, 13, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 XII 1977.

SUMMARY

The physiological peculiarities of *Fraxinus excelsior* seeds have been studied in connection with their geographic origin. Through analysing the data obtained by the authors and from literature the size and weight of seeds have been found to vary significantly, but independently of the place where the species grows.

However the changes of the embryo and seed size ratio are of regular, but not of lattitudinal (as it was thought previously) character. Three areas of *Fraxinus excelsior* growth, are found on the territory of the U. S. S. R.: 1) the Western one (60—48° N and 22—34° E), where the ratio (K) fluctuates between 0.4 and 0.5; II) Middle Eastern (54—47° N and 36—45° E), where K makes 0.6 and III) Southern (46—40° N and 29—69° E), where K increases upto 0.7—0.9. Physiological properties of ash seeds vary dependin on the area of growing, but within each area as well.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58;09 : 581.821. : 581.14.4 : 582.47

И. Н. Свешникова

МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ ЭПИДЕРМ ЛИСТЬЕВ ХВОЙНЫХ НА СКАНИРУЮЩЕМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ

I. N. SVESHNIKOVA. METHOD OF THE INVESTIGATION CONIFER LEAVES EPIDERMIS ON SCANNING ELECTRON MICROSCOPE

Автором разработана методика препарирования эпидермы листьев хвойных (на примере современных *Taxodiaceae*) для исследования на сканирующем электронном микроскопе. На приведенных фотографиях четко видна структура устьичных препаратов и стенок клеток эпидермы. Строение замыкающих клеток, имеющих постоянную форму у разных родов сем. *Taxodiaceae*, является хорошим систематическим признаком.

Изучение строения эпидермы листьев современных и ископаемых хвойных представляет большой интерес, так как дает дополнительный, а часто и основной материал для решения вопросов, связанных с эволюцией этой группы растений. Особенно широко этим методом пользуются палеоботаники, имеющие дело с ограниченным материалом, представленным в лучшем случае обугленными побегами, а чаще — обугленными листьями. Как правило, определение таких остатков, особенно из кайнозоя, основано на сравнении с современными хвойными по морфологическим и анатомическим (эпидерма листа) признакам.

До недавнего времени палеоботаники при изучении эпидерм листьев хвойных пользовались только световым микроскопом. Р. Флорин (Florin, 1931) изучил с его помощью строение эпидермы листа почти всех видов современных хвойных, которые явились эталоном при определении ископаемых остатков. Препараты для такого исследования изготовлялись одинаково как для современных, так и для ископаемых растений.

Однако для листьев хвойных световой микроскоп не всегда может дать четкую картину строения их эпидермы, так как многие детали неясны или плохо видны даже при применении фазово-контрастного устройства. Особенно трудно изучить стрение устьичного аппарата, так как он является погруженным (Свешникова, 1970). Для исследования устьиц хвойных в световом микроскопе должны быть изготовлены поперечные срезы листа, но и они не всегда дают полное представление об их строении.

Изучение эпидерм листьев современных и ископаемых хвойных на сканирующем электронном микроскопе (СКАН) началось с 1970 г. (Alvin, 1970; Boulter, 1970, 1971). Элвин и Боултер изучали кутикулу листьев хвойных с внутренней стороны, полученную после мацерации в смеси Шульце. В 1974 г. вышла в свет работа (Alvin, Boulter, 1974), посвященная методике изготовления эталонных препаратов кутикул листьев современных *Taxodiaceae*. Авторы пришли к заключению, что для сравнительного изучения кутикул с внутренней стороны наиболее эффективной является обработка листьев раствором хромового ангидрида CrO_3. Только в этом случае удается получить препараты кутикулы, на которых четко видна ее структура. Такие препараты были изготовлены ими при обработке листьев современных таксодиевых 10 или 20% раствором CrO_3 при температуре +40° С в течение 6—24 час.

К сожалению, указанная методика с CrO_3 не всегда может быть успешно использована при изготовлении препаратов эпидермы листьев ископаемых хвойных. Это связано, вероятно, с химическими изменениями, происходящими в листьях во время их длительной фоссилизации, поэтому приходится пользоваться методикой с применением химических веществ, способных окислить мезофилл листа и сохранить кутикулярную пленку, пригодную для изучения на СКАНе.

Мы исследовали строение листьев некоторых современных и ископаемых хвойных на СКАНе (Stereoskan MkIIa)[1] в 1970 г. во время научной командировки в Швецию. Кусочки листьев наклеивались специальным клеем на держатели образцов[2] (specimen holders), напылялись в вакууме золотом и после этого изучались. Таким образом была исследована эпидерма листьев современных хвойных — *Metasequoia glyptostroboides* и *Taxodium distichum*, а также ископаемых. К последним относилась *Sequoia sternlergii* из третичных отложений Исландии, сохранившаяся в виде фитолейм, и листья некоторых хвойных из палеогена Шпицбергена — в виде отпечатков, покрытых углистым веществом, не поддающихся мацерации обычными методами. К сожалению, строение эпидермы ископаемых хвойных на СКАНе рассмотреть не удалось. Видимо, это вызвано тем, что длительное захоронение листьев хвойных, сохранившихся в виде фитолейм, приводит к сглаживанию рельефа поверхности.

В 1975—1977 гг. мы продолжили изучение эпидерм листьев хвойных на СКАНе (Cwikscan/100) в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде. Была просмотрена эпидерма верхней и нижней поверхностей листьев представителей всех родов сем. *Taxodiaceae* и изучено строение кутикулы листьев с внутренней стороны, особенно форма верхних стенок замыкающих клеток устьичных аппаратов, сохранившихся после мацерации в виде устойчивой кутикулы.

Методика мацерации листьев современных хвойных, предложенная Элвином и Боултером (Alvin, Boulter, 1974), была несколько изменена. С нашей точки зрения, хорошие результаты дает погружение листьев, предварительно надрезанных по краю и в течение 1—2 мин прокипяченных в воде, в 30% CrO_3 при +20° С на 10—20 час. Ниже в таблице приводятся данные проведенного опыта по выяснению оптимальных условий для мацерации тканей листа современных *Taxodiaceae*.

Зависимость степени мацерации листьев хвойных (30% раствором CrO_3 при t +20° С) от времени

Вид	Время мацерации, часы				
	5	10	15	18	20
Athrotaxis selaginoides	—	+	++		
Cryptomeria japonica	+	++			
Cunninghamia lanceolata	—	—	+	++	
Glyptostrobus lineatus	+	++			
Metasequoia glyptostroboides	+	++			
Sequoia sempervirens	+	++			
Sequoiadendron giganteum	—	+	+	+, ++	++
Taiwania cryptomerioides	+	++			
Taxodium distichum	+	++			

Примечание. Степень мацерации: — отсутствует, + неполная, ++ полная.

---

[1] На этой модели можно получить увеличение от 20 до $2 \cdot 10^6$; полезное увеличение — от 20 до 20 000 или 50 000 раз.

[2] Листья ископаемых хвойных помещались предварительно в плавиковую кислоту на 2—30 мин и затем промывались водой.

Как видно, время, необходимое для мацерации тканей листа, у разных видов таксодиевых различно. По мнению Элвина и Боултера (1974), быстрее всего мацерируются листья, имеющие ровную внутреннюю скульптуру кутикулы, такие как *Metasequoia glyptostroboides*, *Taxodium distichum*. К группе растений с быстро мацерирующимися листьями можно отнести еще 4 вида, указанные в таблице. Листья, кутикула которых пронизана твердыми элементами кутина (Alvin, Boulter, 1974), требуют более длительного времени для мацерации. Помимо *Cunninghamia lanceolata*, приводимой Элвином и Боултером, в эту группу можно включить еще 2 вида, указанные в таблице.

Изучение эпидермы листа современных таксодиевых с наружной поверхности и кутикулы с внутренней стороны листа позволило выявить еще ряд дополнительных признаков, характеризующих эту группу растений. Так, например, оказалось, что у *Sequoiadendron giganteum*, *Cryptomeria japonica*, *Athrotaxis selaginoides* верхняя горизонтальная стенка побочных клеток эпидермы нижней и верхней поверхностей листьев ровная, без каких-либо заметных выростов. В то же время у *Metasequoia glyptostroboides* и *Taxodium distichum* верхняя горизонтальная стенка каждой побочной клетки имеет вырост в виде валика. В совокупности эти выросты образуют кольцо вокруг входа в надустьичную ямку. Его хорошо видно при просмотре листьев на СКАНе (рис. 1, *1*, *2* — см. вклейку).

Особого внимания заслуживает изучение на СКАНе строения и формы устьичного аппарата, в частности верхней стенки[3] его замыкающих клеток, представленных на препаратах в виде устойчивой кутикулы после мацерации в CrO_3. У хвойных стенки замыкающих клеток выражены неодинаково: хорошо развиты и кутинизированы верхняя и нижняя стенки и едва выражены боковые — апертурная и эпидермальная.

Как известно, верхняя и нижняя стенки замыкающих клеток устьичных аппаратов хвойных содержат лигнин. Обычно на верхней стенке этих клеток лигнина откладывается значительно больше. На всех поперечных срезах взрослых листьев хвойных, изображенных в работе Флорина (Florin, 1931), это вещество на верхних стенках замыкающих клеток обозначено более толстыми черными линиями. Однако, отмечая наличие лигнина на рисунках, Флорин не упоминает о нем в описаниях эпидермы листьев хвойных. Тем не менее при просмотре на СКАНе препаратов эпидерм листьев хвойных с внутренней стороны, изготовленных указанным выше способом с помощью CrO_3, выяснилось, что толщина кутикул верхней и нижней стенок замыкающих клеток действительно неодинакова. Наши исследования показали, что толстая кутикула верхней стенки замыкающей клетки сохраняется на препаратах после мацерации, в то время как тонкий слой кутикулы на нижней стенке замыкающей клетки полностью растворяется. На снимках хорошо видна кутикула верхней стенки замыкающей клетки устьичного аппарата *Sequoiadendron giganteum* (рис. 2, *3* и рис. 3, *1*, *2* — см. вклейки) и *Taiwania cryptomerioides* (рис. 4, *1*, *2* — см. вклейку).

Наши исследования показали, что сохранившаяся на препаратах кутикула верхней стенки замыкающей клетки имеет строго постоянную форму для изученных нами родов сем. *Taxodiaceae* и поэтому является хорошим систематическим признаком. Так, например, форма кутикул верхних стенок двух замыкающих клеток может быть эллипсоидальной (*Sequoiadendron giganteum*), четырехугольной (*Cunninghamia lanceolata*), веретеновидной (*Cryptomeria japonica*). Публикуемые в нашей работе фотографии устьичных аппаратов с внутренней стороны поверхности листа у представителей сем. *Taxodiaceae* могут быть использованы как эталонные при исследовании эпидермы листьев ископаемых хвойных на СКАНе.

---

[3] Поскольку у хвойных замыкающие клетки устьичного аппарата имеют верхнюю и нижнюю стенки полусферической формы, при рассмотрении препаратов на СКАНе мы оперируем только указанными понятиями.

ЛИТЕРАТУРА

Свешникова И. Н. (1970). О терминологии эпидермы листа современных и ископаемых хвойных. Бот. ж., 55, 4. — Alvin K. L. (1970). The study of fossil leaves by scanning electron microscopy. Proc. 3rd annual SEM Symposium, Chicago. — Alvin K. L., M. C. Boulter. (1974). A controlled method of comparative study for *Taxodiaceous* leaf cuticles. Bot. J. Linn. Soc., 69, 4. — Boulter M. C. (1970). Lignified guard cell thickenings in the leaves of some modern and fossil species of *Taxodiaceae* (*Gymnospermae*). Biol. J. Linn. Soc., 2, 1. — Boulter M. C. (1971). Fine details of some fossil and recent conifer leaf cuticles. In: V. H. Heywood (Ed.), Scanning electron microscopy: Systematic and evolutionary applications. — Florin R. (1931). Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 5, 10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VII 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (571.61)

А. П. Нечаев

CHIMAPHILA JAPONICA Miq. *(PYROLACEAE)* В ПРИАМУРСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

A. P. NECHAEV. *CHIMAPHILA JAPONICA* MIQ. (*PYROLACEAE*) IN THE AMUR PART OF ITS AREA

Приведены новые данные о распространении и экологии *Chimaphila japonica*. Особенно подробно вид описан в пределах приамурской части ареала, где он не был известен. Зимолюбка японская — аборигенный представитель флоры областей умеренного климата Восточной Азии, эндемик территории, прилегающей к побережью Японского моря. В своем распространении этот вид связан с поясом темнохвойных лесов.

Олиготипный род *Chimaphila* Pursch. (сем. *Pyrolaceae* Dum.) на территории СССР представлен двумя видами: *Ch. umbellata* (L.) Nutt. — с циркумполярным и *Ch. japonica* Miq.[1] — с амурско-японским типами ареалов (Буш, 1952; Nakai, 1952; Ohwi, 1965). Зимолюбка японская — реликт третичного периода и эндемик горных стран, окружающих Японское море (Комаров, 1950; Воробьев, 1968).

Chimaphila japonica — вечнозеленый кустарничек. Стержневой корень отсутствует. От базальной части стебля в верхнем перегнойном слое почвы во все стороны расходятся одревесневшие корневища с придаточными корнями. Корневища легко отличить от корней по наличию на них редуцированных листьев до 0.5 см длины. В морфологическом отношении зимолюбка японская сходна с зимолюбкой зонтичной, строение которой описано в литературе (Буш, 1952; Ohwi, 1965; Воробьев, 1968).

Особенности распространения и экология *Ch. japonica* до настоящего времени не привлекали внимания ботаников. В опубликованных сводках и определителях по этому виду приведены лишь самые общие, частично устаревшие данные о его распространении и совсем не освещены экологические условия (Комаров, 1950; Буш, 1952, Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Ворошилов, 1966; Определитель растений Приморья и Приамурья, 1966; Воробьев, 1968; Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов, 1974).

При составлении с помощью точечного метода общего ареала *Ch. japonica* наряду с моими сборами использованы материалы гербариев: Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Главного ботанического сада АН СССР (ГБС), Всесоюзного института лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР), Биолого-почвенного института Дальневосточного центра АН СССР (ДВНЦ), Сахалинского комплексного научно-исследовательского института ДВНЦ АН СССР (СахКНИИ) и кафедры ботаники Хабаровского государственного педагогического института (ХГПИ). Составлен перечень пунктов сбора *Ch. japonica* на ос-

---

[1] Названия видов приведены по «Определителю растений Приморья и Приамурья» (1966).

нований анализа более ста гербарных этикеток, подтверждающих наличие вида в разных пунктах ареала.[2]

Гербарные листы старейшего в стране травохранилища (БИН) свидетельствуют, что первые экземпляры зимолюбки японской собраны в 1861 г. русскими ботаниками в Японии на о. Хоккайдо близ г. Хокадате. До конца прошлого столетия представители данного вида обнаружены на о. Хонсю, п-ове Корея, в Восточном Китае (провинциях Гупе и Шенси).

На территории России *Ch. japonica* впервые найдена Н. И. Дюкиной 21 VI 1913 г. на юге Уссурийского края (ДВНЦ). За истекшие с того времени более 60 лет ботаники собрали в пределах Приморья еще свыше 20 экземпляров этого вида. С 1950 по 1961 г. зимолюбка японская была многократно собрана на юге о. Сахалин и Южных Курильских островах: Кунашир и Итуруп (СахКНИИ, ГБС).

На основании этих материалов ботаники до последнего времени считали, что *Ch. japonica* в пределах Советского Союза встречается только в Южном Приморье, на юге Сахалина, и на двух южных Курильскнх островах (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932; Комаров, 1950; Ворошилов, 1966; Воробьев, 1968).

В долине Нижнего Амура представители *Ch. japonica* впервые обнаружены мною (совместно с В. С. Шагой) 27 VII 1961 г. близ с. Селихин Комсомольского р-на Хабаровского края, на склоне возвышенности, обращенной на северо-восток в сторону оз. Хумми (ДВНЦ, ХГПИ). С того времени и на протяжении последующего десятилетия *Ch. japonica* собрана мною и другими ботаниками в разных пунктах долины Нижнего Амура. Сборы проводились по пути нашего следования снизу вверх по течению р. Амур более чем на 600-километровом отрезке его долины в селах Софийское, Циммермановка и Киселевка Ульчского р-на, селах Малмыж и Иннокентиевка Нанайского р-на, селах Елабуга и Вятское Хабаровского р-на (ДВНЦ, ГБС, ХГПИ).

В 1974 г. этот вид нашли еще дальше к югу, на территории Большехехцирского заповедника и за пределами долины Амура в бассейне р. Хор близ с. Кутузовка р-на им. Лазо, в 30 и 100 км к югу от Хабаровска. Эти самые южные в Приамурье пункты, в которых был обнаружен вид, связывают в единое целое две части материкового ареала *Ch. japonica* в пределах СССР — Нижнее Приамурье и Приморье.

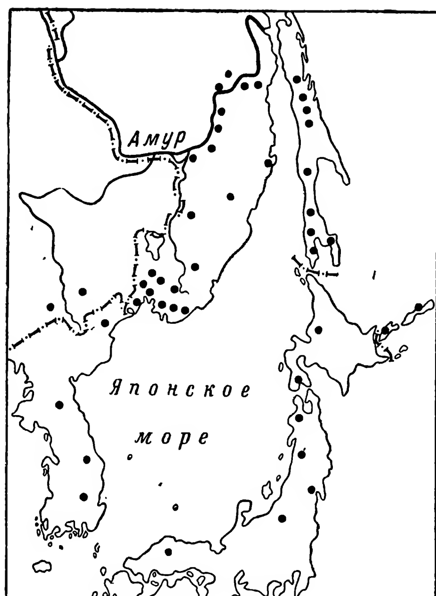
На основании всех указанных гербарных сборов мною составлен точечный ареал *Ch. japonica* (см. рисунок). Из приведенной схемы ареала обнаруживается, что этот вид широкой полосой занимает горные склоны, прилегающие к Японскому морю. Западные границы ареала — восточные провинции Китая (Гупе и Шенси), восточные — южные острова Курильской гряды. При такой конфигурации ареала *Ch. japonica* его надо считать японо-амурским или точнее — япономорским (по А. И. Толмачеву (1959) ареал зимолюбки японской — японо-маньчжурский).

Подобный тип ареала имеют и некоторые другие, совместно обитающие с *Ch. japonica* виды флоры Приморья, юга Нижнего Приамурья, Сахалина и Южных Курильских островов. К ним относятся *Taxis cuspidata* Sieb. et Zucc., *Carex campylorhina* Krecz., *Gastrodia elata* Blume, *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom., *Euonymus macropthera* Rupr., *Schizopepon bryoniifolius* Maxim. и др. Ареалы этих видов с некоторыми несущественными отклонениями имеют такую же конфигурацию. Это свидетельствует о том, что геологическая история как перечисленных видов, так и *Ch. japonica* на последних этапах протекала синхронно.

В пределах очерченного ареала *Ch. japonica* занимает узкую вертикальную полосу на склонах возвышенностей в основном северо-восточной экспозиции между поясами хвойно-широколиственных (вторичных широколиственных) и темнохвойных лесов. В северной части ареала эта

---

[2] Пользуясь случаем, приношу глубокую благодарность Е. В. Волковой, В. Н. Ворошилову, Д. П. Воробьеву, А. М. Черняевой и А. И. Шретеру за выборку и присылку сведений о *Ch. japonica*.



Схематическая карта пунктов сбора и общий ареал *Chimaphila japonica.*

вертикальная полоса протягивается по нижним частям склонов хребтов Среднего Сихотэ-Алиня, Южного Сахалина, островов Кунашира и Итурупа, поднимаясь до 400 м над ур. м. К югу вследствие изменения высотного положения вертикальных поясов растительности полоса темнохвойных лесов с зимолюбкой японской достигает в Южном Приморье 600—800 (Комаров, 1950; Воробьев, 1968), в Корее и Японии — 1000—1500 м над ур. м. (Nakai, 1952; Ohwi, 1965).

В долине Нижнего Амура *Ch. japonica* отмечена единично или редкими группами в елово-пихтовых лесах хребта Большой Хехцир, окрестностях сел Пивань, Малмыж, Циммермановка, или во вторичных белоберезово-, осиново-, черноберезово-широколиственных лесах, возникших на местах вырубок коренных ельников близ сел Кутузовка, Елабуга, Киселевка, Софийское, и входит в состав кустарничково-травяного покрова.

Толщина снежного покрова — важнейший экологический фактор, обеспечивающий существование вечнозеленой зимолюбки японской в зимнее время. В долине Нижнего Амура этот вид приурочен в основном к нижним частям склонов возвышенностей, обращенных на северо-восток в сторону Охотского моря. Именно оттуда в начале зимы северо-восточные муссонные ветры приносят твердые осадки. Снеговой покров 50—100 см толщиной обычно держится весь зимний период. *Ch. japonica* полностью отсутствует на склонах южных и западных экспозиций тех же возвышенностей. Выпавший на них снег либо не достигает достаточной толщины, либо быстро испаряется к середине зимы, либо сдувается зимними северо-западными ветрами.

Характер распространения и особенности экологии *Ch. japonica* показывают, что этот вид — аборигенный представитель области умеренного климата Восточной Азии, связанный с темнохвойными лесами. Для его существования необходимо сочетание гористого рельефа, высокой влажности воздуха в летнее время, определенной толщины снегового покрова зимой и густого тенистого древесного полога во все сезоны года. Сочетание этих факторов нарушается на территориях, расположенных вне очерченного ареала, что и ограничивает распространение зимолюбки японской.

Анализ приведенных данных показывает, что ареал *Ch. japonica* сложился в третичное время, когда о. Сахалин и Японский архипелаг были частью материка. Сухопутная связь между континентом и островами существовала еще в послеледниковое время (Чемеков, 1961; Гальцев-Безюк, 1964; Ганешин, 1970). Позднее, по мере отделения островов от материка, сперва образовалась впадина, в которую, прорвавшись через Сихотэ-Алинь, впадал Амур, еще позднее — возник морской бассейн (Мелиоранский, 1936; Чемеков, 1964). Окончательное отделение Сахалина от материка началось в древнем голоцене (10 тыс. лет назад) и закончилось 3—4 тыс. лет назад, когда образовался пролив Невельского (Гальцев-Безюк, 1968), что и отразилось на конфигурации ареала зимолюбки японской.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. (1952). Род *Chimaphila* Pursch. Флора СССР, 18. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Гальцев-Безюк С. Д. (1964). О соединении Сахалина с материком и о. Хоккайдо в четвертичное время. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Гальцев-Безюк С. Д. (1968). Движение береговой линии Сахалина в антропогене. В кн.: Проблемы четвертичного периода. Хабаровск. — Ганешин Г. С. (1970). Четвертичная система. В кн.: Геология СССР, 33, М.—Л. — Комаров В. Л. (1950). Флора Маньчжурии, 5. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края. — Мелиоранский В. А. (1936). Материалы к морфологии Северного Сихотэ-Алиня. Изв. ВГО, 68, 6. — Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов (1974). — Толмачев А. И. (1959). О флоре острова Сахалина. Комаровские чтения, 12. — Чемеков Ю. Ф. (1961). Неотектоника Дальнего Востока СССР. В кн.: Неотектоника СССР, Рига. — Чемеков Ю. Ф. (1964). История развития речной сети бассейна р. Амура. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Nakai T. (1952). A synoptical Sketch of Korean Flora. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan.

Хабаровский государственный педагогический институт.

Получено XII 1975.

УДК 581.9 (23)

В. Б. Куваев

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ПРИПОЛЯРНЫХ ГОРАХ ЕВРАЗИИ

W. B. KUVAJEV. THE REGULARITIES OF ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF PLANTS IN SUBPOLAR MOUNTAINS OF EURASIA

Высотное распределение видов растений изучалось на Кольском п-ове, Приполярном Урале, в горах Путорана, на Верхоянском хребте. В зависимости от характера горной системы сосудистые растения, мхи и лишайники разделены на 7—8 (11) высотно-ценотических групп (ВЦГ). В ВЦГ, занимающих низшее положение на профиле, господствует бореальный геоэлемент, в занимающих высшее положение — арктический геоэлемент. Выяснено, что состав ВЦГ и высотные границы видов закономерно меняются от центра к окраинам материка и в меридиональном направлении. Установлены формы меридионального и долготного сечений высотных границ распространения видов. В обособленных экологически поясах виды дивергируют, вычленяя разновидности, подвиды, новые виды. При картировании ареалы близких видов в горах совмещаются.

1. Исходные положения

Разработка общих положений фитохорологии (Troll, 1941, 1961; Meusel, 1943; Meusel et al., 1965; Толмачев, 1962, 1965, 1974, и др.) подготовила переход к детальному изучению распределения отдельных видов. Особый интерес представляет изучение их высотного распределения, проводившееся в Эфиопии (Beals, 1964), Гренландии (Gribbon, 1968), на Фарерских о-вах (Hansen, 1972), в Малезии (Van Balgooy, 1972) и т. д.

Нами высотное распределение растений исследовалось с 1946 г. За основу была принята методика И. Г. Серебрякова (1945) с нашими изменениями и дополнениями (Куваев, 1952, 1972 и др.). Для выявления высотного распределения видов на склонах четырех основных экспозиций прокладывались профили с подробными геоботаническими описаниями через каждые 100 м от ур. м. Одно из наиболее важных изменений методики, введенных нами, заключается в том, что выделение групп мы осуществляли не только по высотным показателям, но и по приуроченности вида к определенным растительным сообществам, поэтому выделяемые нами группы являются не чисто высотными, а высотно-ценотическими: они связаны не только с определенным высотным интервалом, но и с ботанико-географическими поясами.

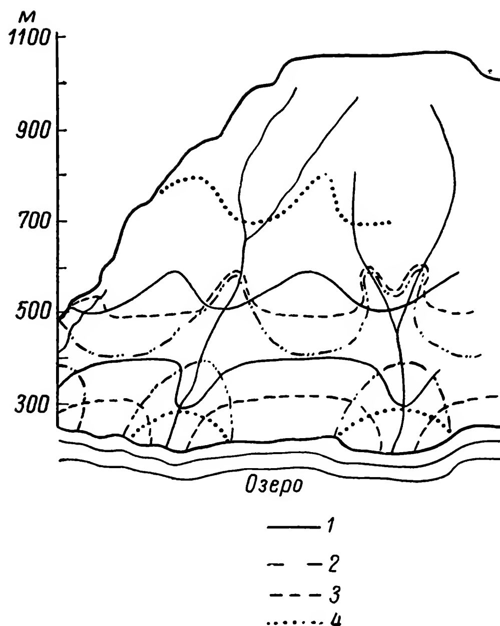


Рис. 1. Основные типы высотных границ Путорана.

1 — Larix czekanovskii, 2 — Spiraea media, 3 — Erigeron elongatus, 4 — Delphinium elatum.

Полевые работы проводились в 1946 г. в Хибинах (Кольский п-ов), в 1948—1949 гг. — на Приполярном Урале, в 1954 г. — в Западном Верхояньи (Верхоянский хр.), в 1968—1970, 1977 гг. — в горах Путорана (север Средней Сибири), в 1976 г. — на Полярном Урале. В статье использованы данные 90 высотных профилей, включающих 675 описаний.

2. Местное распределение видов по высоте

В горно-озерной области Путораны профили прокладывались не только по склонам, но и по долинам. Это позволило выявить пути расселения и закономерности распределения видов в пределах данной области. Обнаружено, что там виды различаются по следующим основным типам расселения: 1) вниз по долинам, вверх по склонам (*Larix czekanovskii*, *Salix saposhnikovii*, *Betula evenkiensis* [1] и др.); 2) вниз и вверх по долинам (*Viola biflora*, *Pedicularis incarnata*, *Erigeron elongatus* и др.); 3) вниз по склонам, вверх по долинам (*Carex sabynensis*, *C. wiluica*, *Spiraea media* и др.); 4) вверх и вниз по склонам (*Dryopteris fragrans*, *Delphinium elatum* s. l., *Thalictrum alpinum* и др.; рис. 1). Намечаются и другие типы расселения.

Многие высокогорные виды произрастают в Путоране также по берегам озер, например *Pachypleurum alpinum*, *Myosotis asiatica*, *Lagotis minor*. Их местообитания разделены обширными пространствами поясов с древесной и кустарниковой растительностью. Прокладкой долинных профилей установлено, что путями расселения высокогорных видов в приозерья являются р е ч н ы е д о л и н ы (Куваев, 1970б, 1975).

Распределение видов по склонам разных экспозиций зависит прежде всего от их принадлежности к тому или иному геоэлементу. Так, в Хибинах бореальные виды приурочены преимущественно к южным склонам (*Melica nutans*, *Rubus saxatilis* и др.); гипоарктические виды чаще безразличны к экспозициям (*Juncus trifidus*, *Betula nana* и др.); арктические и арктоальпийские виды более обычны на северных склонах (*Salix reptans*, *Cassiope tetragona* и пр. — Серебряков, Куваев, 1951; рис. 2). Однако на Приполярном Урале арктические и субальпийские виды, приближающиеся к южному пределу, часто селятся не на северных, а на южных склонах (*Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Rumex arcticus* и др., Куваев 1978). Последнее свидетельствует о том, что правило предварения, установленное В. В. Алехиным по наблюдениям на Русской равнине (Вальтер, Алехин, 1936), нуждается в известных уточнениях для горных условий.

---

[1] Названия видов сосудистых растений до *Brassicaceae* включительно даются по «Арктической флоре СССР» (I—VII, 1960—1975), далее — по «Флоре СССР» (IX—XXX, 1939—1964); листостебельных мхов — по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (1961); печеночников — по «Определителю печеночных мхов севера европейской части СССР» Л. И. Савич и К. И. Ладыженской (1936); лишайников сем. *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae* — по «Определителю лишайников СССР». (1, 3, 1971, 1975), прочих — по М. П. Томину, 1937.

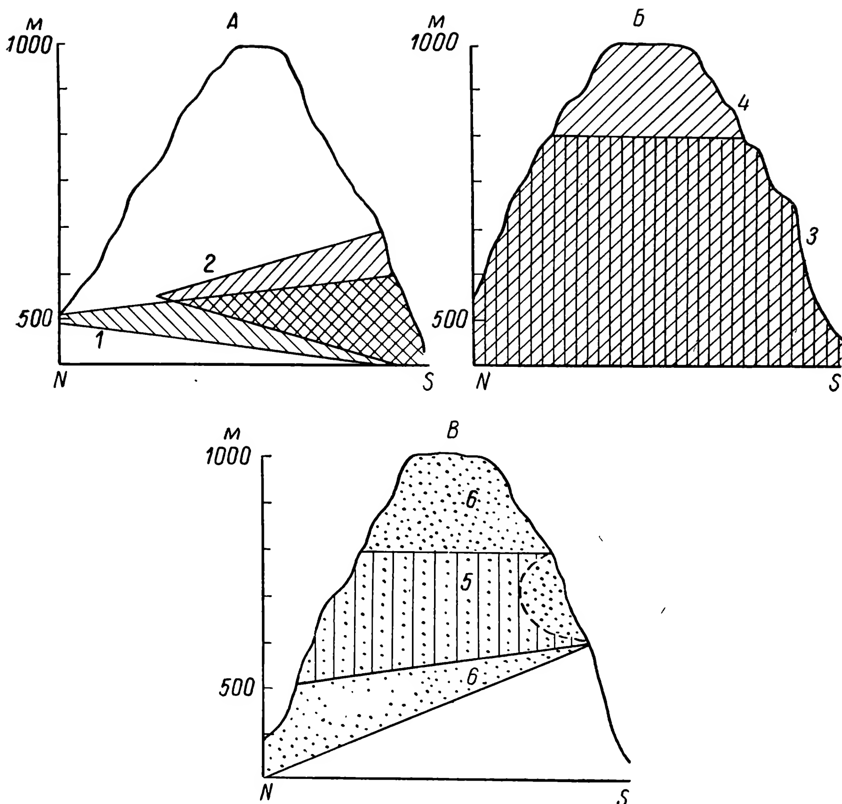


Рис. 2. Высотное распределение видов в зависимости от экспозиции.

А — растения, тяготеющие к южным склонам: *1* — *Melica nutans*; *2* — *Rubus saxatilis*; *Б* — растения, безразличные к экспозициям: *3* — *Juncus trifidus*; *4* — *Betula nana*; *В* — растения, тяготеющие к северным склонам: *5* — *Salix reptans*; *6* — *Cassiope tetragona*.

3. Высотное распределение видов в зависимости от долготы

С изменением долготы меняются климат и характер горных систем. Поэтому в разных приполярных горных системах наборы ВЦГ неодинаковы (Kuvajev, 1976).

ВЦГ Хибин (Серебряков, Куваев, 1951):

I. Растения, не выходящие за пределы пояса еловых лесов и редколесий (=растения горной тайги);

II. Растения пояса еловых лесов и березовых криволесий (=растения лесного [2] пояса);

III. Растения лесного пояса, заходящие более или менее широко в пояс горных тундр;

IV. Растения, имеющие одинаково широкое распространение как в лесном, так и в горнотундровых поясах (=высотные убиквисты);

V. Растения горнотундровых поясов, более или менее широко распространенные в лесном поясе;

VI. Растения горнотундровых поясов, не заходящие в лесные сообщества;

VII. Растения горнотундровых поясов с максимальным распространением у верхнего предела растительности.

ВЦГ Приполярного Урала (Куваев 1952, 1968, 1970а, 1978):

---

[2] Правильнее говорить о поясе древесной растительности; лесным он назван для краткости.

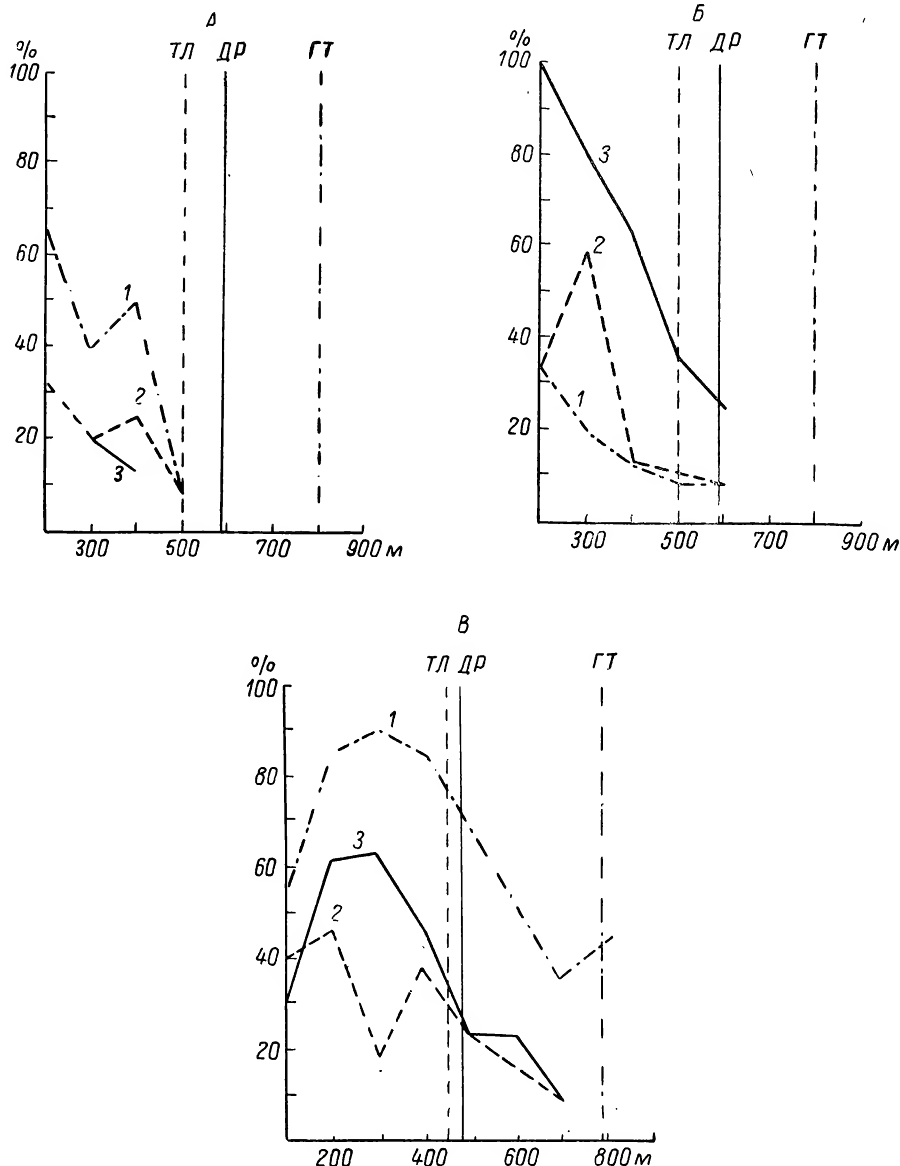


Рис. 3. Высотная приуроченность растений, связанных преимущественно с поясом древесной растительности (Приполярный Урал).

А — растения горной тайги: *1* — *Lobaria pulmonaria*; *2* — *Usnea longissima*; *3* — *Moneses uniflora* (юг области); *Б* — растения лесного пояса: *1* — *Evernia thamnodes*, *2* — *Pellia epiphylla*, *3* — *Betula alba* (юг); *В* — растения лесного пояса, заходящие в горные тундры: *1* — *Parmeliopsis ambigua*, *2* — *Polytrichum commune*, *3* — *Carex globularis* (север). *ТЛ* — верхняя граница подпояса темнохвойных лесов (горной тайги); *ДР* — верхняя граница древесной растительности; *ГТ* — граница поясов горнотундрового и холодных пустынь. *По оси абсцисс* — высота над уровнем моря; *по оси ординат* — высотная приуроченность видов (приуроченность вида 100% — при его наличии во всех описаниях на данной высотной ступени).

I. Растения подпояса темнохвойных лесов (=растения горной тайги) (рис. 3, *А*);

II. Растения лесного пояса (рис. 3, *Б*).

III. Растения лесного пояса, заходящие в горные тундры (рис. 3, *В*);

IV. Растения, тяготеющие к верхнему пределу древесной растительности (рис. 4, *А*);

V. Высотные убиквисты (рис. 4, *Б*);

VI. Растения горнотундрового пояса, заходящие в леса (рис. 5, *А*);

VII. Растения горнотундрового пояса (рис. 5, *Б*).

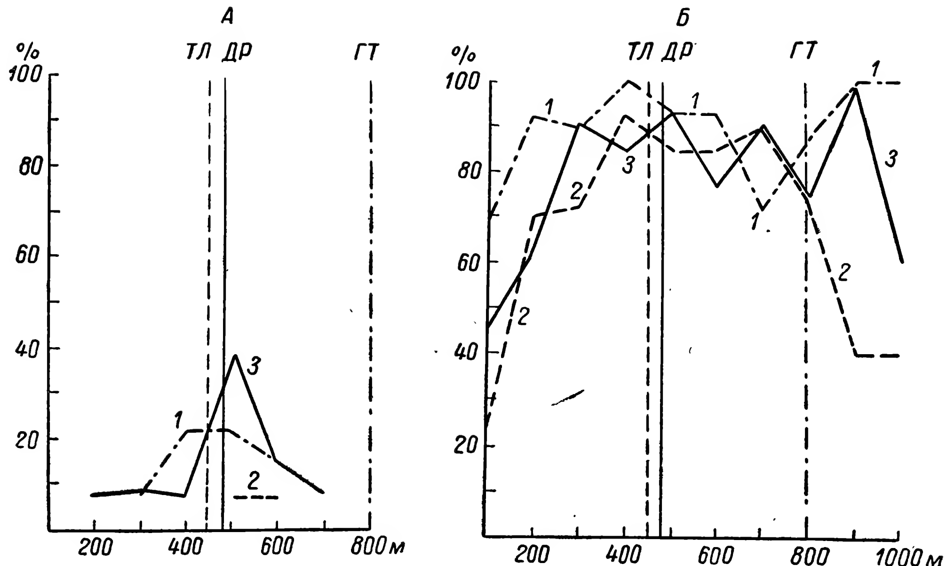


Рис. 4. Высотная приуроченность убиквистов и растений верхнего предела лесов (Приполярный Урал).

А — растения, тяготеющие к верхнему пределу лесов: *1* — *Alectoria simplicior*, *2* — *Philonotis fontana*, *3* — *Pleurospermum uralense* (север); *Б* — высотные убиквисты: *1* — *Cladonia rangiferina*, *2* — *Hylocomium splendens*, *3* — *Empetrum nigrum* s. l. (север); остальные обозначения, как на рис. 3.

VIII. Растения гольцового пояса (=пояса холодных пустынь, заходящие в леса) (рис. 5, *В*);

IX. Растения гольцового пояса (=пояса холодных пустынь) (рис. 5, *Г*);

ВЦГ Путораны (Куваев, 1974, 1976 и др.);

I. Растения приозерий;

II. Растения горной тайги;

III. Растения лесного пояса;

IV. Растения лесного пояса, заходящие в горные тундры;

V. Растения, тяготеющие к верхнему пределу лесов и приозерьям;

VI. Растения верхнего предела лесов;

VII. Высотные убиквисты;

VIII. Горнотундровые растения, заходящие в приозерья;

IX. Горнотундровые растения, заходящие в леса;

X. Растения тундрового пояса;

XI. Растения высшего отдела гольцов.

ВЦГ Западного Верхоянья:

I. Растения подпояса горной тайги;

II. Растения лесного пояса;

III. Растения лесного пояса, заходящие в гольцовый;

IV. Растения горных степей;

V. Растения верхнего предела лесов;

VI. Высотные убиквисты;

VII. Растения гольцов, заходящие в леса;

VIII. Растения гольцов.

Сравнивая наборы ВЦГ из разных горных систем Приполярья, можно видеть, что они в общем сходны, но с возрастанием долготы претерпевают определенные изменения. Число групп максимально в центральной части Приполярья и убывает к окраинам материка. Более существенные изменения высотного распределения с изменением долготы наблюдаются у отдельных видов. Характер этих изменений выявлен для сосудистых растений на примере Западного Верхоянья. Здесь по этому признаку можно выделить 5 групп:

А) виды с атлантическим типом распространения, встречаются только в западных горных системах (рис. 6, *А*);

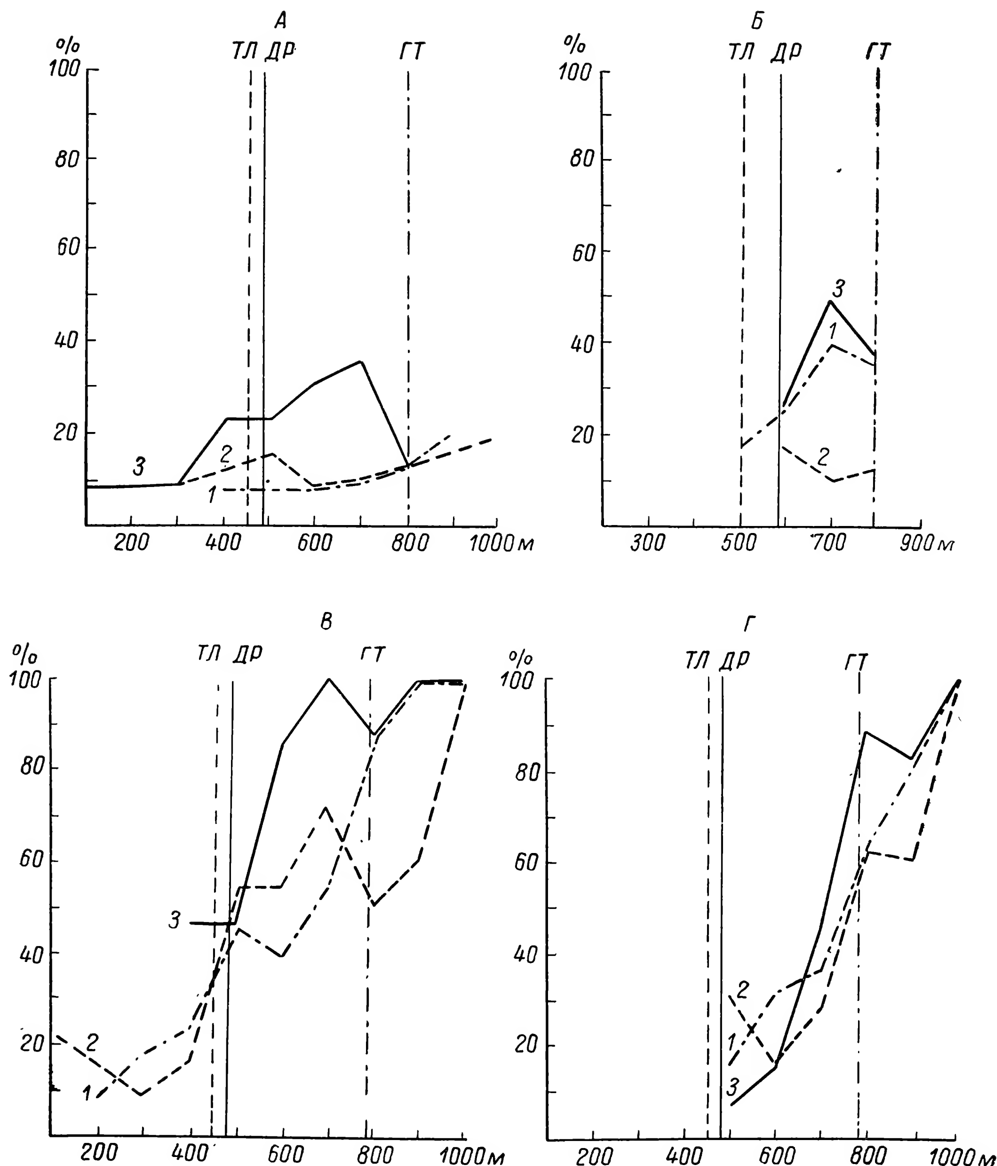


Рис. 5. Высотная приуроченность растений, связанных преимущественно с гольцами (Приполярный Урал).

А — растения тундрового пояса, заходящие в леса: *1 — Cladonia verticillata*, *2 — Rhacomitrium microcarpum*, *3 — Luzula multiflora* ssp. *frigida* (север); *Б* — растения тундрового пояса: *1* : *Cladonia gracilis* var. *elongata*, *2 — Rhacomitrium canescens*, *3 — Lycopodium alpinum* (юг); *В* — растения холодных пустынь, заходящие в леса; *1 — Alectoria ochroleuca*, *2 — Polytrichum hyperboreum*, *3 — Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* (север); *Г* — растения пояса холодных пустынь: *1 — Solorina crocea*, *2 — Chandonanthus setiforme*, *3 — Luzula confusa* f. *subspicata* (север). Остальные обозначения, как на рис. 3.

Б) амфиконтинентальные виды, их высотная амплитуда расширяется к окраинам материка, в центральной его части минимальна (рис. 6, *Б*);

В) долготные убиквисты. На всех долготах их высотная амплитуда имеет сопоставимый размах, занимая основную часть профиля или весь профиль (рис. 7, *В*);

Г) континентальные виды, их высотная амплитуда максимальна в центре материка, сужается к окраинам, у которых виды исчезают полностью (рис. 7, *Г*);

Д) виды с пацифическим типом распространения встречаются преимущественно в восточных горных системах (рис. 7, *Д*).

Для большого числа видов характерно резкое повышение высотных границ с возрастанием континентальности климата от Кольского п-ова к Верхоянскому хребту (*Oxyria digyna*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens* и т. п.).

Исследования высотного распределения видов подтвердили правильность перехода к представлению об ареале как объемном пространстве. Такое понимание ареала обосновывалось и ранее рядом исследователей (Говорухин, 1941, 1967; Troll, 1941, 1961; Куваев, 1952, 1972; Bader, 1960; Horikawa, 1963, и др.). Как видно из графиков, отражающих изменения ВЦГ с долготой, долготное сечение объемной фигуры ареала может иметь разную форму. В связи с упомянутой зависимостью высотного распределения от континентальности климата можно считать наиболее характерной для севера Евразии гипотетическую форму, намеченную с учетом еще не исследованных нами гор на побережье Тихого океана (рис. 8).

4. Высотное распределение видов в зависимости от широты

В изменении состава ВЦГ в зависимости от высотного распределения проявляются определенные закономерности. Это может быть показано на примере гор Путорана. Здесь в группе приозерных растений (I ВЦГ) наиболее специфичны и многочисленны бореальные виды, находящиеся почти на северном пределе своего распространения. Они занимают дельты рек и другие особенно благоприятные обитания (*Hierochloë odorata*, *Ribes nigrum* s. l., *Pyrola rotundifolia* и др.). Многочисленны здесь и гипаркты, обитающие в местах с неблагоприятным действием температурных инверсий (*Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus microcarpus*).

II ВЦГ представлена преимущественно типично бореальными таежными видами (*Dryopteris linnaeana*, *Majanthemum bifolium* и т. п.).

В III ВЦГ входят виды, отличающиеся особенно широким распространением. Многие из них следует называть арктобореальными (*Chyrsosplenium alternifolium*, *Linnaea borealis*) и гипарктобореальными (*Calamagrostis neglecta*, *Ribes triste*).

IV ВЦГ (виды лесного пояса, заходящие в горные тундры) состоит из бореальных (*Lycopodium annotinum*, *Betula alba*) и гипоарктических видов (*Rubus chamaemorus*, *Pedicularis labradorica*), смешанных примерно поровну.

V ВЦГ очень пестра по географо-генетическому составу: в ней представлены бореальные, гипаркто-бореальные и другие виды; но она едина экологически. В ней преобладают гигромезофитные травы, способные произрастать как у верхней границы древесной растительности, так и в приозерьях (*Veratrum lobelianum* s. l., *Aconitum septentrionale* и многие другие).

Для VI ВЦГ характерны виды, также гигромезофитные, но из них чаще те, которые находятся на северной границе своего распространения и произрастают только у верхнего предела древесной растительности — бореальные (*Agropyron caninum*, *Thalictrum minus* s. l.), гипаркто-бореальные (*Pleurospermum uralense*), гипаркто-монтанные (*Trisetum subalpestre*) и др.

В VII ВЦГ господствуют арктоальпийские высотные убиквисты с особенно широким географическим диапазоном (*Polygonum viviparum*, *Empetrum nigrum* s. l.) и убиквисты гипоарктические (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*).

VIII ВЦГ имеет довольно пестрый состав: участвуют арктоальпийские виды (*Hierochloë alpina*, *Gastrolychnis apetala*), гипаркты (*Eriophorum scheuchzeri*, *Potentilla stipularis*) и др.

IX ВЦГ представлена преимущественно видами арктоальпийскими (*Salix polaris*, *Saxifraga nivalis*) и менее арктическими (*Epilobium arcticum*, *Corydalis arctica*). Здесь полностью отсутствует не только бореальный, но и гипоарктический элемент.

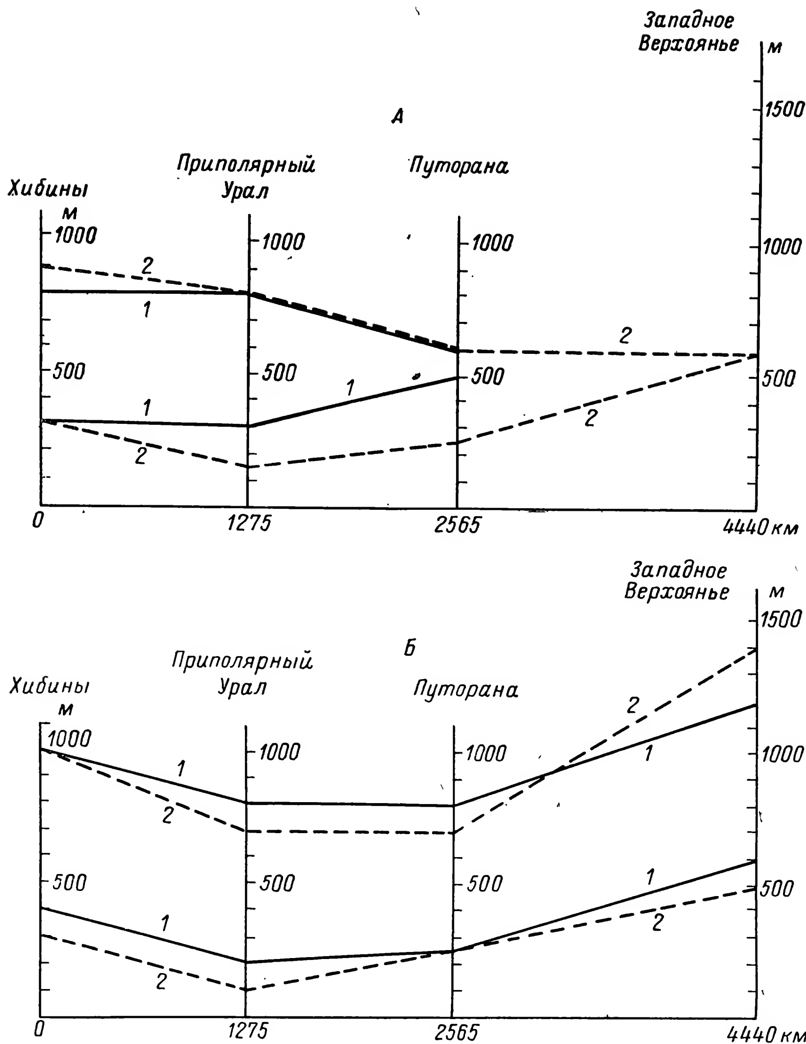


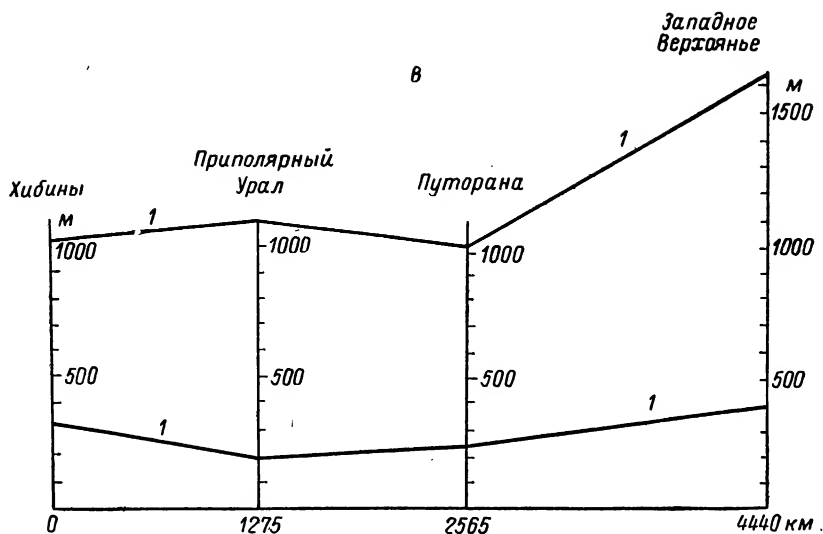
Рис. 6. Типы долготных сечений ареалов от Хибин к Западному Верхоянью.

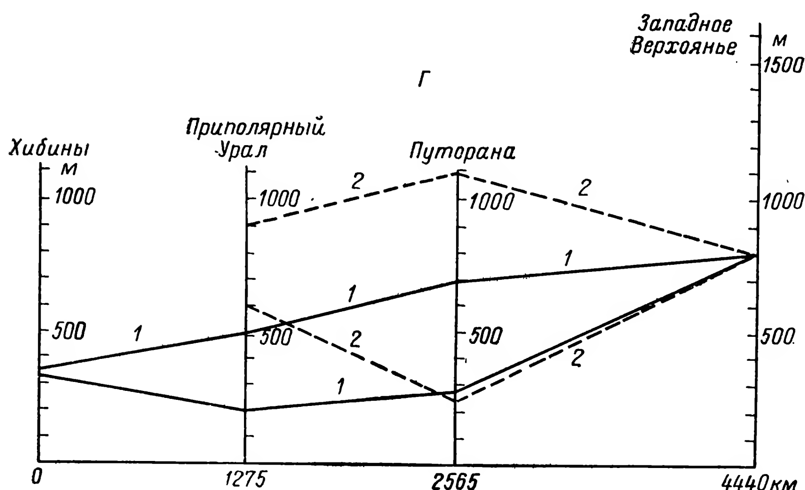
Остальные обозначения, как на рис. 3.
А — виды с атлантическим типом распространения: *1* — *Pyrola minor* s. l., *2* — *Linnaea borealis*; *Б* — амфиконтинентальные виды: *1* — *Juniperus sibirica*, *2* — *Campanula rotundifolia* s. l.

В X ВЦГ также преобладают арктоальпийские виды, связанные преимущественно с тундровым поясом (*Tofieldia coccinea*, *Pedicularis oederi*) с участием арктических (*Juncus longirostris*, *Minuartia macrocarpa* и др.).

Для XI ВЦГ специфичны связанные с высшим отделом гольцов арктические виды (*Poa paucispicula*, *Luzula tundricola*), хотя еще велико и участие арктоальпийских (*Cardamine bellidifolia*, *Senecio resedifolius*).

Таким образом, вырисовывается следующая закономерность в изменении состава ВЦГ: чем выше положение группы на профиле, тем более высокоширотные геоэлементы в ней преобладают. Подробное рассмотрение этой закономерности показало, что с перемещением по меридиану прослеживаются 8 высотно-широтных групп видов; их сопоставление позволило вывести форму широтного сечения объемной фигуры ареала (Куваев, 1952, 1972). Указанная форма, приближающаяся к сильно вытянутому параллелограмму, была найдена со значительным использованием интерполяции. Наблюдения последних лет на Южном, Среднем и Полярном Урале и предварительное сравнение их результатов с прежними данными по Приполярному Уралу (Куваев, 1968, 1970а, и др.) подтверждают в основных чертах сделанные ранее выводы.





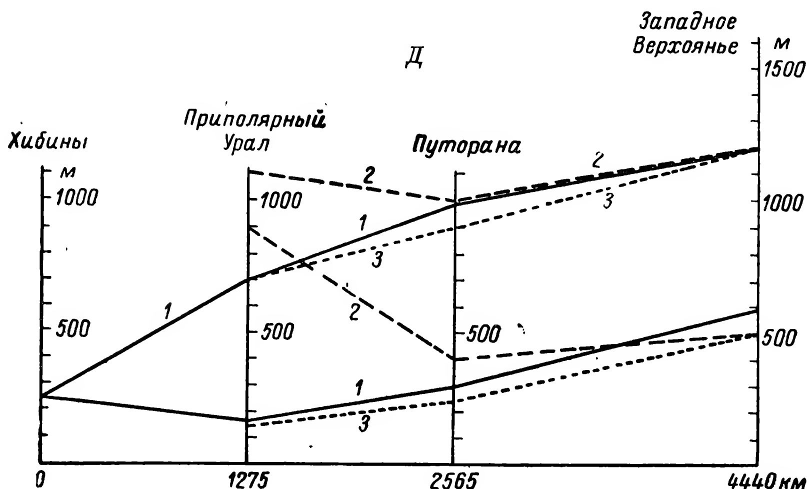


Рис. 7. Типы долготных сечений ареалов от Хибин к Западному Верхоянью.

В — долготные убиквисты: *1* — *Empetrum nigrum* s. l.; Г — континентальные виды: *1* — *Angelica officinalis* var. *decurrens*, *2* — *Nardosmia gmelinii*; *Д* — виды с пацифическим типом распространения: *1* — *Eriophorum vaginatum*, *2* — *Salix pulchra*, *3* — *Alnus fruticosa*.

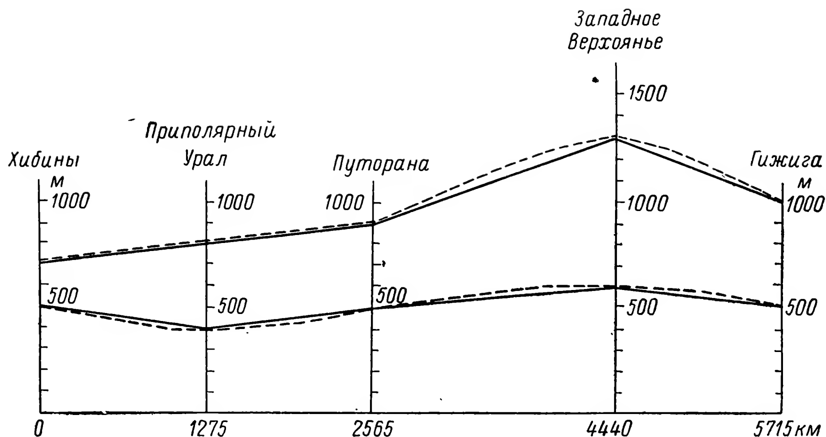


Рис. 8. Идеальная схема одного из типичных долготных сечений ареала (участок Западное Верхоянье—Гижига намечен гипотетически).

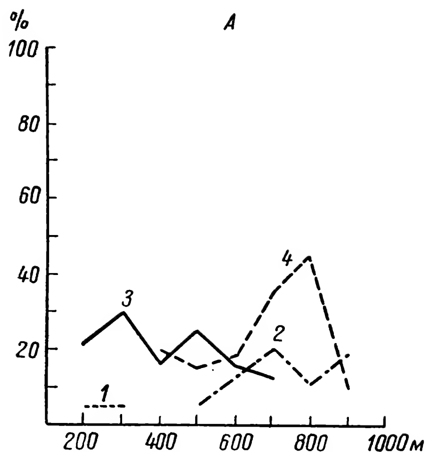
5. Возможности прогнозирования флористических смен с удалением от исследуемых гор

Как видно из предыдущих разделов, высотное распределение видов закономерно меняется с изменением долготы, широты и экспозиции склонов. В разделе 4 охарактеризована зависимость между рангом ВЦГ и их географо-генетическим составом. Соответственно широтные изменения в распространении вида в горах и на равнинах могут быть предсказаны по его принадлежности к той или иной ВЦГ. Еще более четко такое прогнозирование осуществимо по изучению распределения видов по склонам разных экспозиций (раздел 3). Можно достаточно определенно утверждать, что вид, сосредоточенный в наиболее укрытых обитаниях горно-таежного пояса на южных склонах, отсутствует в более северных районах, но распространен в горах и на равнинах значительно южнее. Напротив, вид, сосредоточенный в безлесных поясах на северных склонах, едва ли встретится южнее, но далее на север его распространение по высотам и экспозициям должно расшириться. В еще более северных зонах этот вид должен появиться и на равнинах.

Менее изучена нами возможность предсказания изменений в распространении видов с изменением долготы. Однако главные предпосылки для этого намечены: установлены группы видов по характеру изменений высотного распределения с долготой, выявлены контуры сечений ареалов по долготе (раздел 3). Это позволяет предполагать, что со временем можно будет предвидеть и характер распространения вида к востоку и западу от исследуемых гор.

6. Высотное распределение и формообразование у растений

Р. Веттштейн (Wettstein, 1898; Веттштейн, 1912) сформулировал положение о территориальной несовместимости систематически близких видов. Сходные мысли имеются в концепции В. Л. Комарова (1934) о видах как географически замещающих таксонах. Эти положения требуют уточнения для видов в горных условиях. В горах близкие виды часто размещаются на одних и тех же массивах: их ареалы на картах накладываются друг на друга, чего, по Веттштейну и Комарову, быть не должно. Однако противоречие здесь лишь кажущееся. Ботанико-географические пояса представляют собой «спрессованные зоны»: они хотя и граничат территориально, но очень далеки экологически. Это ведет к дивергенции вида, занимающего в данном горном массиве разные пояса. Дивергенция проявляется в изменении химического состава (например, *Ephedra equi-*



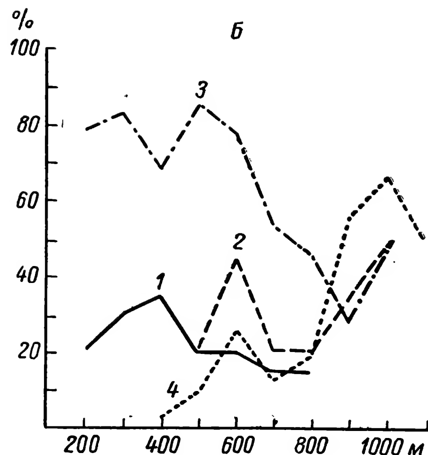


Рис. 9. Высотно-викарирующие таксоны (юг Путораны).

А — высотно-викарирующие разновидности и подвиды: *1* — *Andromeda polifolia* var. *polifolia*, *2* — *A. polifolia* var. *pusilla*, *3* — *Carex vaginata* ssp. *vaginata*, *4* — *C. vaginata* ssp. *quasivaginata*; *Б* — высотно-викарирующие виды: *1* — *Saxifraga punctata*, *2* — *S. nelsoniana*, *3* — *Cladonia sylvatica*, *4* — *C. mitis* (*3*, *4* — оз. Някшингда).
Остальные обозначения, как на рис. 3.

setina в высокогорьях Памиро-Алая содержит алкалоидов в 1.5—2 раза больше, чем в более низких горах Копетдага и Каратау), перестройке набора хромосом (Синская, 1948) и др. Морфологически растения данного вида, занимающие разные пояса, вначале неразличимы (например, *Pachypleurum alpinum*, *Thalictrum alpinum*, *Myosotis asiatica*, *Lagotis minor* и другие виды из приозерий и гольцов Путораны). Однако со временем происходит морфолого-систематическое разделение популяций, занимающих разные пояса. Вначале они расчленяются на разновидности, как это наблюдается на примере подбела: в приозерьях Путораны распространена разновидность *Andromeda polifolia* var. *polifolia*, в тундровом поясе — *A. polifolia* var. *pusilla* (рис. 9, *А*, *1—2*). Затем обособление доходит до уровня подвидов, что прослеживается в Путоране на примере плауновых. *Huperzia selago* распространена в лесном поясе до высоты 500 м; *H. selago* ssp. *arctica* сменяет ее с высоты 500 до 1000 м, хотя единичные ее находки отмечены в приозерьях ($<$ 300 м). Сходно распределение *Carex vaginata* ssp. *vaginata* и *C. vaginata* ssp. *quasivaginata* (рис. 9, *А*, *3—4*). Наконец, дивергенция доходит до уровня дробных видов, как это наблюдается, например, у камнеломок: *Saxifraga punctata* относится к ВЦГ убиквистов и занимает весь профиль от $<$ 300 до $>$ 1000 м, а очень близкая *S. nelsoniana* представляет здесь горнотундровый вид, спускающийся в леса до 500 (400) м (рис. 9, *Б*, *1—2*). Сходный пример представляют высотно-замещающие виды лишайников: *Cladonia sylvatica* распространена преимущественно в лесном поясе (особенно в подпоясе горной тайги с елью), хотя заходит часто и в горные тундры. Близкая *C. mitis*, напротив, растет преимущественно в горных тундрах, хотя спускается в лесной пояс до 400 м (Рябчикова, Гузнякова, 1975; рис. 9, *Б*, *3—4*). При слабой морфологической обособленности молодые виды четко различаются на высотном профиле: как видно на прилагаемых графиках, кривые их высотного распределения совершенно разные.

Морфологическое обособление видов как решающий этап дивергенции хорошо выявляется с помощью высотных профилей, поэтому метод их прокладки может быть применен для решения вопросов систематики.

7. Высотное распределение в истории видов

Разнообразные условия в сериях смежных поясов (например, от приозерного пояса до высокогорных пустынь) повышают возможности выживания видов, в том числе шире заселявших данную территорию в преж-

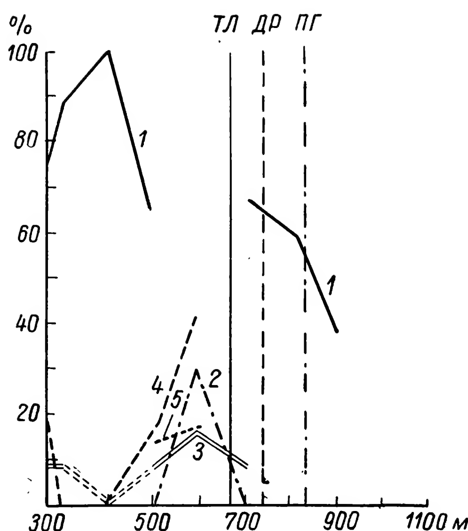


Рис. 10. Высотное распределение лиственниц (бассейн оз. Някшингда, юг Путораны).

1 — *Larix dahurica*, 2 — *L. sibirica* var. *polaris*, 3 — *L. sibirica*×*dahurica*, 4 — *L. dahurica*×*sibirica*, 5 — *L. czekanowskii*. Остальные обозначения, как на рис. 3.

нее время. Этапы расселения в известной мере фиксируются на высотном профиле. Так, в Путоране облесенную часть профиля до ее верхней границы занимает *Larix dahurica*, однако на самых благоприятных высотах (500—600 м) ее замещает *L. sibirica* и гибриды *L. sibirica*×*dahurica* (рис. 10). При этом с запада на восток участие в древостоях *L. dahurica* закономерно возрастает, а *L. sibirica* падает (Куваев, 1971). Наблюдения позволяют предполагать, что в недавний более благоприятный период на данной территории господствовала *L. sibirica*. С ухудшением условий произрастания ее вытеснила пришедшая с востока более выносливая *L. dahurica*; при этом *L. sibirica* уцелела только в наиболее благоприятном для нее по условиям поясе, но и здесь она растворяется как вид вследствие гибридизации с количественно преобладающей *L. dahurica*. Последняя же продолжает расселяться и местами вторгается в тундровый пояс; при этом разреженный ярус *L. dahurica* налагается на высокогорные тундры с *Alectoria ochroleuca* (например, на высоте «864» по восточному берегу оз. Тембенчи).

Возможность улавливать остаточные и новейшие явления в растительном покрове с помощью метода высотных профилей и получаемых на его основе высотных данных позволяет рекомендовать этот метод для уточнения представлений о расселении, рефугиумах и прочих данных, относящихся к истории видов.

Для настоящего времени характерно двойственное отношение к растительному покрову: с одной стороны, все возрастает привлечение природных ресурсов для решения экономических задач, что связано в том или ином масштабе с уничтожением растений. При этом интенсификация использования легко вызывает или усиливает нарушения в растительном покрове, в ряде случаев необратимые. С другой стороны, размеры уже возникших нарушений нередко угрожают не только экономической деятельности, но местами и существованию людей, и это вынуждает охранять, а в ряде случаев восстанавливать нарушенный растительный покров. Решение задач с этими, казалось бы, взаимоисключающими условиями возможно, но только на основе глубокого проникновения в биологию и хорологию видов, в том числе в особенности их распределения на равнинах и в горах. Метод высотных профилей и получаемые с его помощью данные высотного распределения растений раскрывают совершенно новые стороны в характеристиках видов. Как следует из изложенного материала, эти данные могут быть использованы при исследованиях растений как в теоретическом, так и в чисто практическом плане.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер Г., В. В. Алехин. (1936). Основы ботанической географии. — Веттштейн Р. (1912). Руководство по систематике растений. — Говорухин В. С. (1941). Хвойные деревья и кустарники Урала. Уч. зап. ест. фак. Моск. обл. пед. инст., II. — Говорухин В. С. (1967). Высотные границы видовых ареалов горных растений. Землевед., Нов. сер., 7 (47). — Комаров В. Л. (1934).

Предисловие. Флора СССР, I. — Куваев В. Б. (1952). Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала. Автореф. канд. дис. МГУ. — Куваев В. Б. (1968). К флоре Приполярного Урала и сопредельных низменностей. Тр. Инст. экол. растен. и животн. УФ АН СССР, 69. — Куваев В. Б. (1970а). Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин. Тр. Инст. экол. растен. и животн. УФ АН СССР, 70. — Куваев В. Б. (1970б). Пути расселения и переживания видов растений на примере юго-западной Якутии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75 (6). — Куваев В. Б. (1971). Лиственница на юге гор Путорана. Лесоведение, 5. — Куваев В. Б. (1972). Некоторые закономерности высотного распределения растений. Бот. ж., 57, 9. — Куваев В. Б. (1974). Высотное распределение растений в бассейне озера Сигового (юг Путораны, Эвенкия). Биология, 3, Томск. — Куваев В. Б. (1975). Пути продвижения растений по данным их современного распространения в горах Путорана и на нижнем Енисее. Ареалы раст. флоры СССР, 3. — Куваев В. Б. (1976). Флора сосудистых растений бассейна оз. Някшингда (юг. Путораны) и ее высотное распределение. В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М. — Куваев В. Б. (1978). Высотное распределение растений на Приполярном Урале. Тр. Инст. экол. растен. и животн. УНЦ АН СССР. — Рябчикова А. И., Н. Б. Гузнякова. (1975). Важнейшие кормовые лишайники гор Путорана и их высотное распределение. Сб. труд. Моск. вет. акад., 81. — Серебряков И. Г. (1945). Анализ высотного распределения растений горных ельников Заилийского Алатау. Бюлл. МОИП, отд. биол., 50 (5—6). — Серебряков И. Г., В. Б. Куваев. (1951). Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., XIX, 1. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида.— Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах.— Толмачев А. И. (1965). Теоретические и практические вопросы географии растений. Пробл. совр. бот., 1.— Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений.— Томин М. П. (1937). Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР.— Bader F. J. W. (1960). Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirge des Tropengürtels. Nova Acta Leipold. N. F., 23 (148).— Beals E. W. (1964). Effect of steep enviromental gradient on the vegetational gradient. X IBC. Abstracts.— Gribbon P. W. F. (1968). Altitudinal zonation in East Greenland. Bot. tidsskr., 63, 4.— Hansen K. (1972). Vertical vegetation zones and vertical distribution types in the Faeroes. Bot. tidsskr., 67, 1—2.— Horikawa Y. (1963). New methods of the study in geobotany. On the three dimensional method and potential area of distribution. Hikobia, 3.— Meusel H. (1943). Vergleichende Arealkunde. Bd. 1—2.— Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1—2.— Kuvajev W. B. (1976). Die Gesetzmäßigkeiten der Höhenverteilung der Pflanzen in subpolaren Gebirgen Eurasiens. Feddes Repert., 87, Hf. 9—10.— Troll C. (1941). Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde.— Troll C. (1961). Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Naturwissensch., Jg. 48, Hf. 9.— Van Balgooy M. M. J. (1973). Vascular plants — the altitudinal range of some taxa. JUCN Publ. New. Ser., 25.— Wettstein R. (1898). Grundlage der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik.

Центральная лаборатория
охраны природы МСХ СССР,
Москва.

Получено 2 V 1976.

УДК 581.526.325.574.282.4

Г. И. Кобанова

ФИТОПЛАНКТОН р. АНГАРЫ В РАЙОНЕ УСТЬ-ИЛИМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ДО ЕЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ

G. I. KOBANOVA. PHYTOPLANKTON OF THE RIVER ANGARA IN THE REGION OF UST-ILIM RESERVOIR BEFORE THE REGULATION OF ITS WATERFLOW

Исследования фитопланктона проведены на среднем участке р. Ангары протяженностью 302 км в летний период 1974 г. На состав и распределение водорослей по акватории исследованного участка оказывает влияние вышележащее Братское водохранилище. В Ангару из водохранилища поступают глубинные слои воды, обедненные фитопланктоном. Фитопланктон р. Ангары также испытывает влияние Братского лесопромышленного комплекса (БЛПК). Большинство найденных видов водорослей в зоне воздействия сточных вод БЛПК относятся к α- и β-мезосапробным.

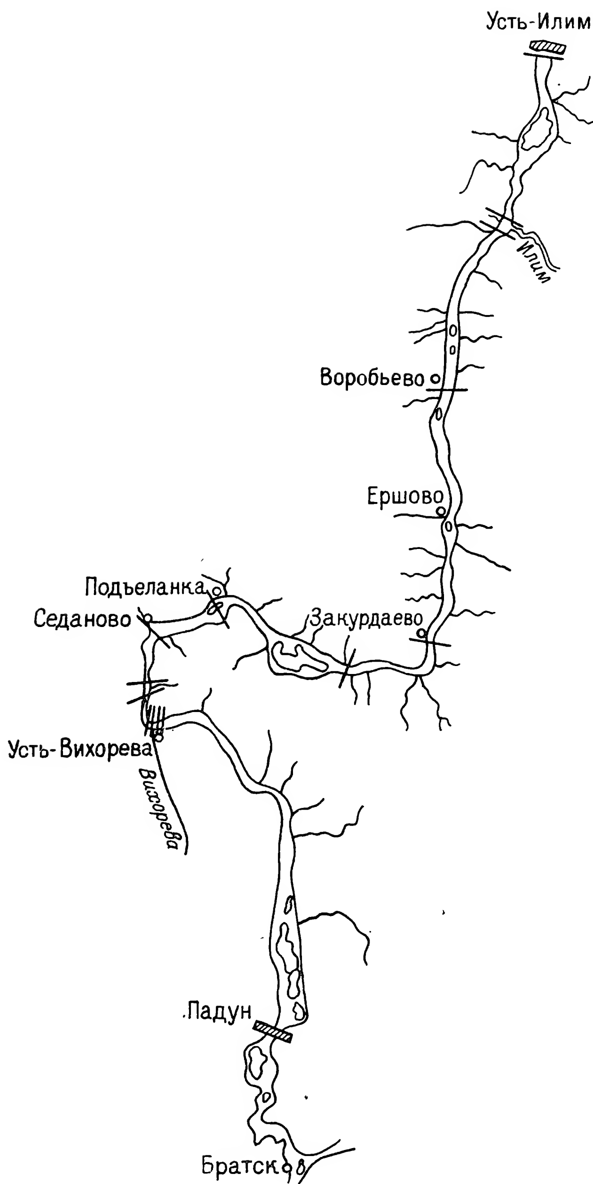


Рис. 1. Схема обследованного участка р. Ангары с сеткой разрезов.

Река Ангара — особенно интересный водоем в гидробиологическом отношении благодаря тесной связи ее с уникальным оз. Байкал. Вытекая из него мощным потоком, река до периода ее зарегулирования на значительном расстоянии сохраняла биологический режим и водное население Байкала. В связи с сооружением на Ангаре ГЭС с водохранилищами (Иркутским и Братским) коренным образом изменились физико-географические и гидробиологические характеристики реки. В октябре 1974 г. началось заполнение третьего на Ангаре Усть-Илимского водохранилища.

В связи с необходимостью прогнозирования биологического режима водохранилища, в том числе и фитопланктона, на Ангаре в районе будущего Усть-Илимского водохранилища с 1972 по 1974 г. проводили гидробиологические исследования (рис. 1).

Фитопланктон Ангары на этом участке изучали впервые. В ходе исследований важно было установить изменения фитопланктона, вызванные трансформацией вод реки в каскаде водохранилищ, а также определить

влияние на него сточных вод, в том числе Братского лесопромышленного комплекса (БЛПК), поступающих в Ангару через ее левобережный приток — р. Вихореву.

Усть-Илимское водохранилище расположено в районе среднего течения Ангары, имеющей здесь характер горной реки. Протяженность исследуемого участка реки, начиная от плотины Братской ГЭС, равна 302 км. Р. Вихорева впадает в Ангару в 80 км ниже плотины. Ее воды характеризуются малой прозрачностью и более высокой температурой по сравнению с Ангарой. Поступая в Ангару, вихоревские воды распространялись вдоль ее левого берега отличающимся по окраске обособленным потоком, границы которого четко прослеживались на расстоянии 25—35 км от устья р. Вихоревой. Далее на протяжении 100 км вниз по реке происходило размывание потока, и его граница становилась нечеткой. Ширина вихоревского потока изменялась от 15 до 140 м. Наблюдения над фитопланктоном среднего течения р. Ангары в 1972—1973 гг., материалы которых частично опубликованы (Кожова, Кобанова, 1973, 1976; Кожова и др., 1975), показали, что поток вихоревских вод отличался от ангарского и по планктону. В настоящем сообщении изложены материалы 1974 г.

Пробы фитопланктона отбирали из поверхностного слоя воды 6—11 VI и 8—13 VIII на постоянных разрезах (рис. 1). Участок реки от устья р. Вихоревой на протяжении 35 км ниже его был обследован более подробно с целью определения влияния на фитопланктон сточных вод БЛПК. Разрез, находящийся в 0.5 км выше устья р. Вихоревой по руслу Ангары, являлся контрольным. Сборы производили у берегов реки, на середине ее русла или ее проток, если таковые имелись, а также на середине потока вихоревских вод и на границе их контакта с ангарскими водами. Параллельно с отбором проб измеряли температуру воды и ее прозрачность (диском Секки). Методика сбора и обработки проб описаны ранее (Кожова, 1970). Всего собрано и обработано около 100 проб фитопланктона. Наннопланктонные, планктонные и донные водоросли учитывали раздельно.

В первой декаде июня температура воды была 3.0—10.5° С. Наименьшие значения температур отмечены у плотины Братской ГЭС, что было результатом поступления вод из Братского водохранилища, где еще не закончилось таяние льда. Против устья р. Вихоревой температура воды в центральной части Ангары и у ее правого берега оставалась в этот период низкой (3.1—3.2° С), а у левого берега, у устья р. Вихоревой и на протяжении 35 км ниже его, была на 3—7° выше. В августе температура воды в Ангаре повысилась до 7.1—13° С, а в районе устья р. Вихоревой она достигала 19.8° С. Таким образом, повышенную температуру воды на участке у р. Вихоревой мы наблюдали во все периоды открытой воды.

В месте впадения р. Вихоревой в Ангару прозрачность воды за счет поступления сточных вод была минимальной и составляла 0.4 м в июне и 0.2 м в августе (по диску Секки). По мере удаления от устья вихоревский поток становился светлее. Пониженная прозрачность вод отмечена также ниже впадения р. Илим, несущей воды с большим содержанием минеральных взвесей, и у плотины Усть-Илимской ГЭС из-за поступления в воду взвешенных веществ при размывании берегов. На других участках Ангары диск Секки обычно просматривался на всю глубину, т. е. прозрачность была не ниже 6 м в июне и 7 м в августе.

В начале июня 1974 г. фитопланктон в потоке собственно ангарских вод состоял из диатомовых, пирофитовых, протококковых водорослей, т. е. в основном из тех же видов, что и в конце июня 1972—1973 гг. (Кожова, Кобанова, 1973, 1976). Концентрация водорослей была еще довольно низкой: от 114 до 1137 тыс. кл./л, а биомасса — от 60 до 386 мг/м^3. Основную часть фитопланктона составляли *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* Grun., *S. hantzschii* Grun. var. *hantzschii*, *Chroomonas acuta* Uterm. (см. таблицу). У *S. hantzschii* var. *pusillus* отмечено снижение численности по мере удаления от плотины Братской ГЭС, особенно в 90 км ниже плотины, а на некоторых, еще ниже расположенных участках он полностью

отсутствовал. Подобное распределение этого вида наблюдали и в июне 1973 г. Кожова и Кобанова (1976). Его средняя численность для участка реки, не подверженного влиянию сточных вод, в июне 1974 г. была ниже, чем в конце июня и в июле предыдущих лет. В указанный период *S. hantzschii* var. *hantzschii* преобладал у правого берега по всей Ангаре. *Chroomonas acuta* распределялся по исследуемому участку реки относительно равномерно. Его средняя численность была близка к таковой в конце июня 1972 г. и значительно выше, чем в этот же период в 1973 г. (см. таблицу).

Средняя (1) и максимальная (2) численность и биомасса основных видов водорослей в р. Ангаре

Вид		1972 г.		1973 г.			
		21—28 VI		19 VI—4 VII		21—23 VII	
		Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Stephanodiscus hantzschii	1	2042.5	122.1	2040.6	122.4	1884.5	113.1
var. *pusillus*	2	4418.0	265.0	7051.0	423.0	4508.0	270.5
Asterionella formosa	1	51.3	20.8	95.3	38.1	147.9	59.2
	2	141.0	64.0	252.2	100.8	256.0	102.4
Fragilaria crotonensis	1	+	+	0.5	0.3	0.4	0.3
	2	+	+	4.7	2.8	1.8	1.3
Gymnodinium fuscum	1	8.7	69.6	27.2	217.6	13.5	108.0
	2	18.4	147.2	44.0	352.0	21.3	170.4
Chroomonas acuta	1	87.8	13.2	16.8	2.5	18.8	2.8
	2	222.0	33.0	52.0	7.8	70.4	10.6

Продолжение

Вид		1974 г.			
		6—11 VI		8—13 VIII	
		Ч	Б	Ч	Б
Stephanodiscus hantzschii	1	246.6	19.7	198.2	15.8
var. *pusillus*	2	676.0	54.1	1165.0	93.2
Asterionella formosa	1	4.0	1.2	4.9	1.5
	2	12.4	3.7	11.4	3.4
Fragilaria crotonensis	1	0.5	0.3	52.3	31.4
	2	3.6	2.2	108.9	65.3
Gymnodinium fuscum	1	3.0	24.1	1.3	10.4
	2	5.7	45.6	2.4	19.2
Chroomonas acuta	1	102.9	20.6	2.9	0.6
	2	162.2	32.4	14.1	2.8

Примечание. Ч — численность (тыс. кл./л), Б — биомасса (мг/м³); + — единичное нахождение.

Сравнительно высокую роль в биомассе фитопланктона на участках, не подверженных влиянию сточных вод, в июне 1974 г. имел крупный по размерам *Gymnodinium fuscum* (Ehr.) Stein. Снижение численности этого вида в указанный период, как и в конце июня 1973 г., наблюдалось в нижних участках Ангары. Повсеместно в небольшом количестве встречались виды *Cryptomonas* (1.5—3 тыс. кл./л) и *Glenodinium* (до 0.7 тыс. кл./л). Протококковые водоросли занимали значительно меньшее место как по численности, так и по биомассе фитопланктона. Иногда встречались синезеленые водоросли, в основном осцилляториевые, редко золотистые (рис. 2, 3).

Из донных диатомовых в толще воды в большом количестве обнаружены *Diatoma elongatum* var. *tenue* (Ag.) V. H. — до 2374 тыс. кл./л и *Cymbella ventricosa* Kütz. с максимальной численностью более 200 тыс. кл./л. Постоянно встречались виды *Cocconeis* и *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun.

(до нескольких десятков тысяч клеток на литр), *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, *Cymbella stuxbergii* Cl., *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz. и виды *Navicula*, *Fragilaria*, *Amphora* (до нескольких тысяч клеток на литр). В основном они не имели хроматофоров. Общая численность донных диатомовых была до 3134 тыс. кл./л, т. е. почти в 3 раза выше численности планктонных водорослей.

Из других прикрепленных водорослей в пробах найдены обрывки зеленых нитчаток (*Ulothrix zonata* Kütz., *Spirogyra*, *Microspora*), красная водоросль *Chantransia chalybea* Fr., золотистая *Hydrurus foetidus* Kirchn., синезеленая *Chamaesiphon curvatus* (Borzi) Nordst. Их общая численность не превышала нескольких десятков тысяч клеток на литр, но биомасса иногда была довольно высокой (более 200 мг/м^3).

В зоне реки, подверженной влиянию сточных вод БЛПК, концентрация водорослей заметно меньше, а состав и соотношение между основными видами иные. Так, у устья р. Вихоревой численность планктонных водорослей в 3 раза меньше, чем на левобережных станциях контрольного разреза, а содержание донных водорослей в толще воды меньше в 40 раз. Как и в июне 1973 г., среди планктонных водорослей преобладали виды *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, а также *Nitzschia acicularis* W. Sm. и *Synochromonas* sp. (?); численность каждого из них была до 20 тыс. кл./л. *Synochromonas* sp. и виды *Chlamydomonas* в чистых ангарских водах не встречены. В вихоревском потоке развивались нехарактерные для ангарских вод наннопланктонные (ширина клеток менее 2—3 мкм) виды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*; их общая численность до 12 млн. кл./л. В большом количестве обнаружены простейшие, в основном мелкие бесцветные жгутиковые (до 5.3 млн. кл/л.), амебы, инфузории, причем в самом устье р. Вихоревой численность мелких синезеленых водорослей и бесцветных жгутиковых меньше, чем на нижерасположенных левобережных станциях. Можно предполагать, что разбавление сточных вод в некоторой степени стимулирует развитие этих организмов. Подобное явление наблюдали и в разбавленных сточных водах пищевой промышленности (В. А. Федий, 1966; С. П. Федий, Мисюра, 1975). Численность характерных для чистых вод видов в зоне влияния вихоревских вод резко снижалась, что отмечено и ранее (Кожова, Кобанова, 1973, 1976). Наиболее четкие отличия в составе фитопланктона загрязняемой зоны Ангары обнаружены непосредственно у берега, где понижена скорость течения, а температура воды более высокая, и в самом устье р. Вихоревой. В 20 км ниже устья состав фитопланктона у левого берега близок к таковому в Ангаре, хотя здесь еще встречены организмы, характерные для загрязненного потока. Они не найдены лишь в 105 км ниже впадения р. Вихоревой.

В августе 1974 г. видовое разнообразие фитопланктона Ангары по сравнению с июнем изменилось незначительно, в основном за счет малочисленных протококковых водорослей, но соотношение численности отдельных форм стало другим. В количественном и видовом отношениях преобладали диатомовые, из которых доминировала *Fragilaria crotonensis* Kitt. (рис. 4). *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* также продолжал доминировать по численности, но всегда был без хроматофоров и часто отсутствовал у правого берега Ангары; по-видимому, он поступал из Братского водохранилища после окончания вегетации. Постоянно (что не наблюдалось в другие периоды исследования) встречалась *Synedra ulna* var. *danica* Kütz., хотя численность ее не превышала 3 тыс. кл./л. Из протококковых водорослей наиболее часто отмечены виды *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, очень редко — *Oocystis* и *Pediastrum*. Из пирофитовых в отличие от предыдущих периодов постоянно присутствовал *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh. Его численность не превышала 2 тыс. кл./л, а чаще была меньше 1 тыс. кл./л. Такая же численность отмечена и у *Gymnodinium fuscum* (Ehr.) Stein. По сравнению с июнем и июлем всех лет исследования чаще встречались синезеленые, в основном *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, но их роль в биомассе оставалась незначительной (не более

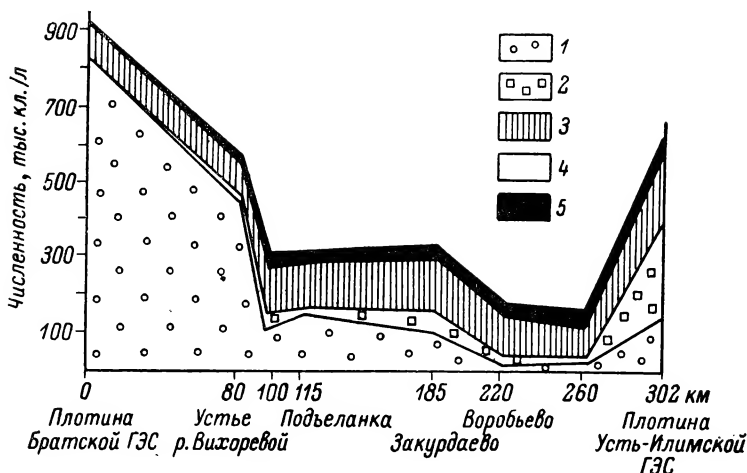


Рис. 2. Распределение фитопланктона в р. Ангаре на участках, не подверженных влиянию сточных вод БЛПК (6—11 VI 1974).

1 — *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *2* — *S. hantzschii* var. *hantzschii*, *3* — *Chroomonas acuta*, *4* — *Gymnodinium fuscum*, *5* — другие виды.

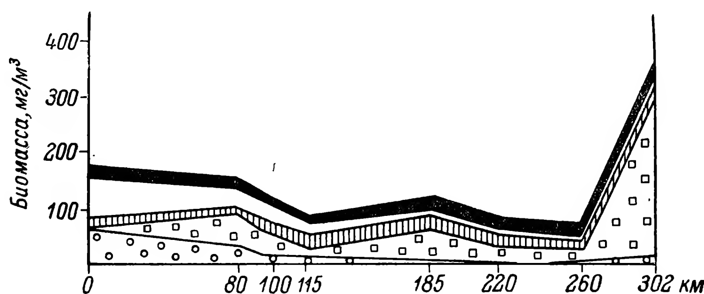


Рис. 3. Роль отдельных видов в биомассе фитопланктона (6—11 VI 1974).

Условные обозначения те же, что на рис. 2.

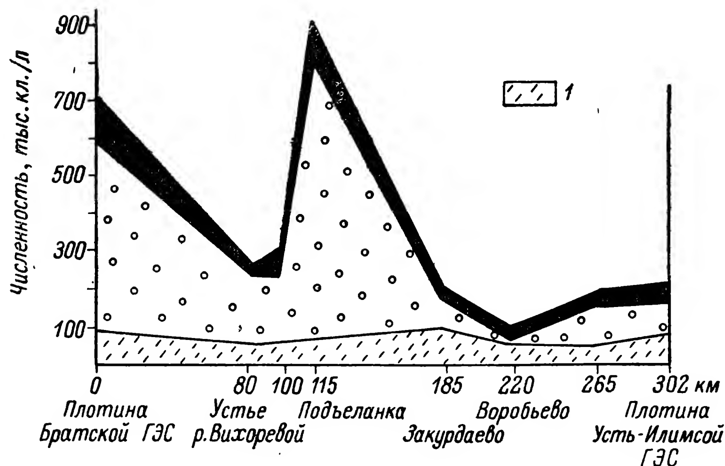


Рис. 4. Распределение фитопланктона в р. Ангаре на участках, не подверженных влиянию сточных вод БЛПК (8—13 VIII, 1974).

1 — *Fragilaria crotonensis*.
Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

17 мг/м^3). Из золотистых изредка обнаружен *Dinobryon*. Общая численность и биомасса фитопланктона изменялись от 64 до 1256 тыс. кл./л и от 21 до 236 мг/м^3 соответственно.

В целом в августе распределение планктонных водорослей, кроме *St. hantzschii* var. *pusillus*, по акватории, не загрязняемой сточными водами, было относительно равномерным.

Из водорослей обрастаний в толще воды постоянно встречена зеленая нитчатка *Microspora pachyderma* (Wille) Lagerheim (до 60 тыс. кл./л. у правого берега). Общая численность донных диатомовых в толще воды достигала 2687 тыс. кл./л у правого берега. Как максимальная, так и средняя численность донных диатомовых по сравнению с июнем были меньше, но увеличилось количество таких крупных форм, как *Navicula gracilis* Ehr., *Diatoma vulgare* Bory. Последняя в массе встречена в 115 км ниже плотины Братской ГЭС. Существенную долю составили *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun., виды *Fragilaria*, *Navicula*, *Gomphonema*. В небольших количествах, но постоянно, что было характерно и для других периодов исследования, отмечены *Didymosphenia geminata*, *Cymbella stuxbergii*, *Ceratoneis arcus*, виды *Amphora*.

Фитопланктон вихоревского потока в августе как по составу, так и по количеству отличался от ангарского. Наибольшие отличия отмечены в районе впадения р. Вихоревой в Ангару и на прибрежных станциях на протяжении 35 км. Различия в составе и численности водорослей сглаживались в центре вихоревского потока и особенно на его границе с ангарскими водами. Основная роль в загрязняемой зоне принадлежала факультативно-планктонной *Melosira varians* Ag., что было характерно для этого участка в конце июля 1973 г. Ее биомасса составила до 90% от общей при максимальной численности в 40 тыс. кл/л. Из донных диатомовых преобладала *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. с численностью в устье р. Вихоревой до 32 тыс. кл./л. Для сравнения укажем, что в центральной части и у правого берега Ангары ее количество не превышало 2 тыс. кл./л.

Для потока вихоревских вод характерно наличие наннопланктонных водорослей. Из них часто встречался не отмеченный ранее вид *Dictyosphaerium pulchellum* var. *nanum* Ermol., описанный Л. М. Ермолаевой (1970). Роль синезеленых по сравнению с предыдущими периодами наблюдений здесь, наоборот, уменьшилась; они встречены лишь единично.

Из простейших здесь развивались инфузории, но круглоресничные в отличие от предыдущих периодов исследования, особенно зимы 1973 г., почти не встречались. Уменьшилась численность амеб. Концентрация мелких бесцветных жгутиковых была приблизительно такой, как и ранее (до 6 млн кл./л).

Сопоставляя наши данные по фитопланктону Ангары за август 1974 г. с данными Т. С. Чайковской (1975) по Енисею на участке Красноярского водохранилища до его зарегулирования в августе 1966 г., можно видеть, что численность и биомасса планктонных водорослей сравниваемых рек близки. Состав водорослей в обеих реках однообразен с абсолютным преимуществом диатомовых, но основной комплекс видов различен. Доминирующая в Ангаре *Fragilaria crotonensis* в Енисее очень малочисленна, встречена лишь на участках реки, расположенных ближе к Дивногорску, а *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* не отмечен совсем.

Интересно сравнить фитопланктон р. Ангары и предплотинного участка Братского водохранилища. Предплотинный участок Братского водохранилища относится к глубоководным районам (глубины 100—105 м). Пробы фитопланктона отбирали в верхнем бьефе в те же сроки, что и в Ангаре, от поверхности до дна со стандартных гидрологических горизонтов.

В начале июня температура воды в верхнем бьефе была низкая (2.2° С), с равномерным распределением по вертикали, а в придонном слое — 3.1° С. Максимальная биомасса фитопланктона достигала 180 мг/м^3, его фон составлял *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (до 1870 тыс.кл./л, биомасса 150 мг/м^3), существенную роль играл в биомассе *Gymnodinium*

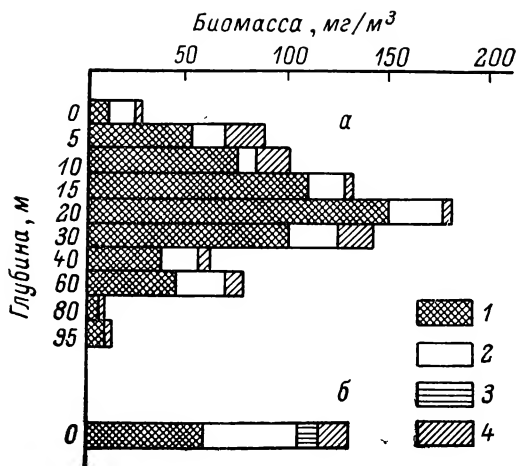


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в верхнем бьефе Братского водохранилища (*а*) и ее величина в ангарском потоке в 0.5 км ниже плотины Братской ГЭС (*б*) (июнь 1974 г.).

1 — *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *2* — *Gymnodinium fuscum*, *3* — *Chroomonas acuta*, *4* — другие виды.

uscum (рис. 5), хотя его численность не превышала 3.3 тыс. кл./л. В значительном количестве (до нескольких десятков тысяч клеток на литр) встречен *Chroomonas acuta*. Численность остальных видов была около 1 тыс. кл./л. Все водоросли (кроме *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*) в слое воды от поверхности до 60 м в глубину распределялись довольно равномерно. Глубже их концентрация уменьшалась, а *Gymnodinium fuscum* отсутствовал. Наибольшие скопления *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* отмечены в средних слоях воды с максимумом на глубине 20м. При сравнении этих данных с ангарским фитопланктоном можно заметить, что основной состав и численность водорослей в слое 0—60 м соответствуют таковым нижнего бьефа, где вертикальное распределение водорослей относительно однородно (рис. 5).

В августе по сравнению с июнем состав фитопланктона в верхнем бьефе изменился. Основную часть его составили *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs (до 2679 тыс. кл./л), *Fragilaria crotonensis* (до 877 тыс. кл./л) и *Ceratium hirundinella* (до 64 тыс. кл./л). Им сопутствовали виды *Anabaena* и *Chroomonas acuta* (до нескольких десятков тысяч клеток на литр). Основная часть синезеленых отмечена у поверхности, остальные водоросли равномерно распределялись в верхнем десятиметровом слое воды; глубже их численность резко уменьшалась (рис. 6). С другой стороны, с увеличением глубины повышалась роль малочисленных у поверхности *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (до 345 тыс. кл./л на глубине 50 м) и *Asterionella formosa* (до 14 тыс. кл./л). Появилась не отмеченная в поверхностном слое воды *Synedra ulna* var. *danica*. Все это указывает на окончание вегетационного периода водорослей и опускание особей в глубинные слои, где, по-видимому, большая их часть полностью минерализуется. У дна (100 м) численность водорослей минимальная. Слой воды 25—75 м характеризовался относительной бедностью и однородностью распределения водорослей. Именно этому слою воды соответствуют то видовое разнообразие и количественное соотношение водорослей, которые отмечены в р. Ангаре.

В толще воды верхнего бьефа в августе 1974 г. не обнаружены нитчатые водоросли обрастаний, а донные диатомовые встречены единично. Нахождение их в р. Ангаре связано со смывом с прибрежных участков реки.

Итак, исследования, проведенные в 1974 г., показали, что сточные воды БЛПК оказывают существенное влияние на альгофлору р. Ангары. Концентрация планктонных водорослей значительно ниже в загрязненных водах, особенно в устье р. Вихоревой. Комплексы доминирующих видов Ангары и участка реки, находящегося под воздействием сточных вод, также различались. Доминирующий комплекс водорослей загрязняемой зоны, согласно спискам СЭВ (Унифицированные методы. . ., 1966) относится к α- и β-мезосапробным организмам. Для вихоревских вод

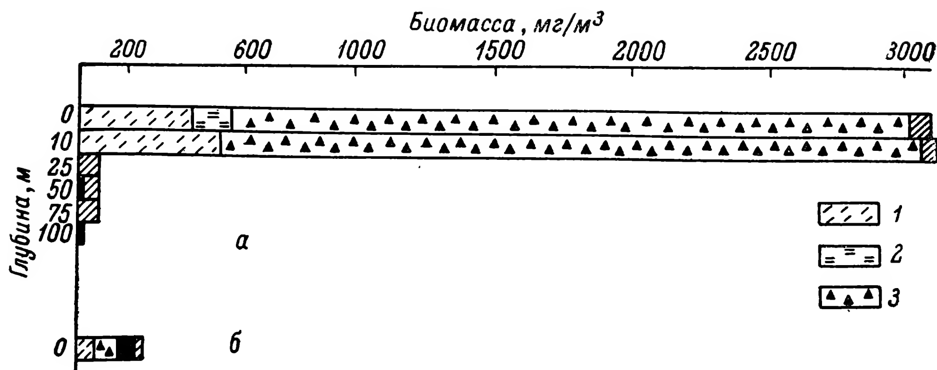


Рис. 6. То же, что на рис. 5 (август 1974 г.).
1 — Fragilaria crotonensis, 2 — Aphanizomenon flos-aquae, 3 — Ceratium hirundinella. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

характерны наннопланктонные водоросли (ширина клеток менее 2—3 мкм) и простейшие, особенно бесцветные жгутиковые, которым принадлежит существенная роль в самоочищении реки. Бесцветные жгутиковые представляют большой интерес как наиболее устойчивые к токсическим веществам организмы (Жуков, 1975). Они развивались во все периоды проводимых нами исследований в количестве нескольких миллионов клеток на литр.

В 1974 г. по сравнению с 1973 г. (в одни и те же периоды наблюдений) отмечены некоторые изменения в составе организмов, населяющих вихоревский поток. В июне 1974 г. несколько меньше была роль мелких синезеленых, а в августе они почти совсем отсутствовали. Значительно снизилась роль амеб, кругоресничных инфузорий. Произошедшие изменения, по-видимому, связаны с изменениями в химическом составе сбрасываемых сточных вод.

Основным источником питания Ангары ниже плотины Братской ГЭС является Братское водохранилище. Из верхнего бьефа в Ангару поступают глубинные воды, обедненные фитопланктоном. Ничтожно поступление в Ангару бентосных видов, в частности диатомовых. Их постоянное присутствие в большом количестве в толще воды реки свидетельствует о значительном развитии бентосных диатомовых в Ангаре.

В заключение автор считает своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность за помощь и постоянное внимание О. М. Кожовой, за участие в отборе проб Э. А. Ербаевой, за участие в обработке проб Н. И. Еремеевой.

ЛИТЕРАТУРА

Ермолаева Л. М. (1970). К флоре протококковых водорослей прудов Омской обл. Нов. сист. низш. раст., 7.— Жуков Б. Ф. (1975). К биологии пресноводных зоофлагеллат. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 30 (33).— Кожова О. М. (1970). Формирование фитопланктона Братского водохранилища. В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М.— Кожова О. М., Г. И. Кобанова. (1973). Фитопланктон средней части р. Ангары в 1972 г. В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное на Байкале, 1.— Кожова О. М., Г. И. Кобанова. (1976). Изменение альгофлоры р. Ангары под влиянием сточных вод в июне—июле 1973 г. В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства водоемов средней Азии и Казахстана. Душанбе.— Кожова О. М., Г. И. Кобанова, Н. И. Тетерина. (1975). Фитопланктон, кислородный режим и первичная продукция среднего течения р. Ангары. К кн.: Вопросы прогнозирования биологического режима Усть-Илимского водохранилища, Иркутск.— Унифицированные методы исследования качества вод. (1966), СЭВ, 4, 3.— Федий В. А. (1966). Влияние сточных вод пищевой промышленности на фитопланктон Самарского залива Днепровского водохранилища. Гидробиол. ж., 4.— Федий С. П., А. В. Мисюра. (1975). Влияние промышленных сточных вод

на видовой состав, численность и биомассу фитопланктона пресных водоемов. В кн.: Биологическое самоочищение и формирование качества воды. М.— Чайковская Т. С. (1975). Фитопланктон р. Енисей и Красноярского водохранилища. В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск.

Иркутский государственный университет.

Получено 22 X 1976.

УДК 582.26/.27 : 631.51 (571.56)

Д. И. Берман, Ж. Ф. Пивоварова, В. Б. Гельман

О НЕРАВНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПОД *ARTEMISIA SANTOLINIFOLIA* TURCZ. EX BESS. В СТЕПЯХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЯКУТИИ

D. I. BERMAN, J. F. PIVOVAROVA, V. B. GELMAN. ON THE SOIL ALGAE IRREGULAR DISTRIBUTION UNDER *ARTEMISIA SANTOLINIFOLIA* TURCZ. EX BESS. IN THE STEPPES OF THE NORTH-EAST YACUTIA

Приводятся результаты подсчета численности почвенных водорослей в 90 индивидуальных образцах почвы, взятых единовременно с глубины 0—2 см под полынью *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess. в степях долины р. Неры (северо-восточная Якутия). Показана значительная неравномерность распределения водорослей в почве. В связи с этим необходимо использовать для приготовления средней пробы до 25 индивидуальных образцов. Коэффициент вариации в этом случае в 2 раза меньше, чем в случае средней пробы по 10 образцам.

Неравномерность распределения почвенных водорослей в пределах одного генетического горизонта почвы (в горизонтальном направлении) может быть обусловлена гетерогенностью почвенных условий и влиянием высших растений (корневые выделения, химизм опада, конкуренция из-за влаги и питательных веществ и т. д.). В большинстве случаев обнаруживание факторов, вызывающих это явление, требует постановки специальных, громоздких исследований.

При определении численности микроводорослей в почве неравномерность их распределения нивелируется приготовлением «средних» проб путем смешивания ряда индивидуальных. В большинстве исследований смешанная проба принимается как заведомо «средняя» без оценки ее надежности и репрезентативности. В работах Л. И. Домрачевой (1972, 1974) показано, что для дерново-подзолистых средне-суглинистых почв необходимо перемешать 15 индивидуальных образцов, тогда как в ящичных биометрах можно пользоваться как индивидуальными, так и средними образцами. Г. И. Маркова (1974, 1976) также считает необходимым смешивание 10—15 образцов (для коричневых почв). По-видимому, при разных почвах число индивидуальных образцов для получения средней пробы должно быть разным.

Ниже приводятся материалы о неравномерности распределения водорослей в горных светло-каштановых почвах реликтовых степей долины р. Неры (северо-восточная Якутия). Эти степи подробно описаны в работе М. Н. Караваева и Л. А. Добрецовой (1964), почвенные исследования проведены В. И. Волковинцером (1974).

В сентябре 1975 г. было отобрано 90 индивидуальных образцов почвы под *Artemisia santolinifolia*. Для единообразия условий опыта была вырыта десятиметровая канавка, пересекающая склон в сплошной чистой заросли этой полыни. Проективное покрытие полыни — 100%, высота кустов — до 60 см, средний диаметр кроны — до 50 см. Корневые системы отдельных растений накладываются друг на друга. Пробы почвы

(6—8 г) отбирались ложкой в стерильные пакеты по борту канавки из горизонта 0—2 см между основаниями стеблей с визуально однородных участков почвенного разреза (одинаковых по цвету, без крупных корней и камней и т. д.). Горизонт 0—2 см был выбран из-за его наибольшей однородности и максимальной насыщенности почвенными водорослями. В полевой лаборатории примерно через час после отбора из каждого тщательно перемешанного образца приготовлялась навеска в 1 г, которая фиксировалась в формалине. Подсчет числа микроводорослей проводился на предметных стеклах, расчерченных на 60 полос (0.24 мм шир. и 18 мм дл. (по покровному стеклу). Просматривалась каждая пятая полоса при объективе ×40 и окуляре 10×. Суспензия приготовлялась по методике С. Н. Виноградского в модификации Э. А. Штиной (1960), пересчет клеток на 1 г почвы проводился по методике Штиной (1956).

Под *Artemisia santolinifolia* обнаружено около 60 видов водорослей, половина которых приходится на долю синезеленых, что вообще характерно для каштановых почв. Остальные группы водорослей находятся в следующем соотношении: зеленые водоросли — 10 видов, диатомовые — 8, желтозеленые — 9 и эвгленовые — 1 вид. Доминировали *Nostoc punctiforme* f. *populorum* Geitr, Hollerb., *Scytonema ocellatum* Lyngb., *Pinnularia borealis* Ehr., а также некоторые виды рода *Phormidium* Kuetz. Интересно отметить, что при количественном учете водорослей, а также при просмотре культур было зарегистрировано большое количество пустых панцирей диатомей.

Характеристика численности водорослей при 90 и 10 измерениях (в тыс. клеток на 1 г почвы)

Показатели	Синезеленые	Зеленые и желтозеленые	Диатомовые	Суммарно
Амплитуда	12—260	6—144	0—73	24—350
M_{90}	51	30.8	14.8	96.6
σ_{90}	40	21.2	13.1	60.1
σ_{10}	13.7	5.7	3.5	16.1
$M_{90} \pm 2.2\sigma_{10}$*	20.9—81.1	18.3—43.3	8.3—22.7	61—131.8

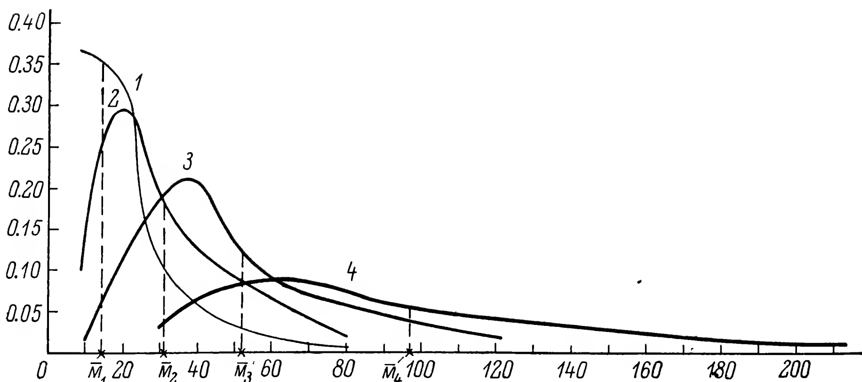
* 95% доверительный интервал для M^{10}.

Как показали подсчеты, численность водорослей от пробы к пробе сильно варьирует и значение средних и дисперсий по группам водорослей оказываются соизмеримыми (см. таблицу). На рисунке изображены полигоны частот численности водорослей разных групп. Асимметричность кривых, растянутость их правых частей свидетельствуют о возможности еще больших отклонений численности от среднего по всему массиву, нежели зарегистрировано в просмотренных пробах.

Материал по 90 пробам дал возможность провести статистическое моделирование с целью расчета минимально необходимого числа индивидуальных образцов для получения репрезентативной средней пробы. Если принять полученную выборку из 90 измерений за генеральную совокупность, то из нее аналогично отбору образцов в природе можно «отобрать» ряды индивидуальных проб. Увеличивая длину рядов и вычисляя их средние значения, можно найти необходимое число индивидуальных образцов для смешения в среднюю пробу.

Таким путем были рассчитаны ряды средних по 10 измерениям, взятых случайным образом из ряда в 90 образцов. Распределение этих средних быстро сходится к нормальному распределению со средним, равным средней величине генеральной совокупности. В этом случае (Снедекор, 1961) 95% доверительный интервал для выборочного среднего по 10 индивидуальным образцам может быть рассчитан по формуле

$$M_г - 2.2\hat{\sigma}_м \leqslant \hat{M}_{10} \leqslant M_г + 2.2\hat{\sigma}_м,$$



Полигоны распределения частот численности разных групп синезеленых (*1*), зеленых и желтозеленых (*2*) и диатомовых (*3*) водорослей; *4* — суммарное распределение.

M_1, M_2, M_3, M_4 — средние частоты по соответствующим распределениям; *на оси абсцисс* — численность водорослей на 1 г почвы в тысячах клеток, *на оси ординат* — относительная частота; за единицу принято 90 измерений.

$M_г$ — средняя генеральной совокупности ($N=90$), $\hat{M}_{10}$ — средняя ряда $n=10$, $\hat{\sigma}_м$ — дисперсия ряда из 10 образцов, определяемая (Василевич, 1969) по формуле

$$\hat{\sigma}_м = \frac{\sigma_г}{\sqrt{n}} \sqrt{1 - \frac{n}{N}},$$

где $\sigma_г$ — дисперсия генеральной совокупности.

Как видно из таблицы, доверительные интервалы для значений осредненных проб получаются достаточно большими. Коэффициент вариации (отношение $\sigma_м/M_{10}$) в среднем около 20%. Кроме того, при полученных величинах доверительных интервалов значение двух различных «усредненных» проб из одной и той же генеральной совокупности могут отличаться более чем в 2 раза. Это указывает на плохую дискриминирующую способность осредненных по 10 индивидуальным образцам проб. При увеличении количества индивидуальных образцов для приготовления средней пробы до 25 коэффициент вариации уменьшается до 10% и величины доверительных интервалов становятся достаточно приемлемыми.

Таким образом, при изучении численности водорослей в описанных условиях целесообразно использовать не менее 25—30 индивидуальных проб для приготовления средней пробы.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике.— Волковинцер В. И. (1974). Сухостепные почвы Яно-Оймяконского нагорья. Почвоведение, 4.— Домрачева Л. И. (1972). Опыт изучения биомассы и сезонной продукции почвенных водорослей. В кн.: Методы изучения и практического использования почвенных водорослей, Киров.— Домрачева Л. И. (1974). Почвенные водоросли как продуценты органического вещества и их значение в трофических связях почвенных организмов. Автореф. канд. дис., М.— Караваев М. Н., Л. А. Добрецова. (1964). Краткий очерк растительности долины р. Неры в ее нижнем течении бассейна верхней Индигирки. Бот. ж., 49, 11.— Маркова Г. И. (1974). Некоторые данные о биомассе водорослей в почвах ущелья Кодара. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 30, 1.— Маркова Г. И. (1976). Биомасса почвенных водорослей в некоторых типах растительности ущелья р. Варзоб. Автореф. канд. дис., Душанбе.— Снедекор Дж. У. (1961). Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии.— Штина Э. А. (1956). О методике количественного учета почвенных водорослей. Бот. ж., 41, 9.— Штина Э. А. (1960). Методы учета почвенных водорослей как составной части почвенной микрофлоры. Почвоведение, 5.

Институт биологических проблем Севера,
ДВНЦ АН СССР
Магадан,
Новосибирский государственный
педагогический институт.

Получено 9 X 1976.

УДК 631.524.822 : 582.541.1

В. В. Корона, Л. В. Быстрых

ФОРМИРОВАНИЕ КУСТА *FESTUCA RUBRA* L. (*POACEAE*) КАК ПРОЦЕСС РОСТА КЛЕТОЧНОГО АВТОМАТА

V. V. CORONA, L. V. BISTRIKH. TILLERING OF THE *FESTUCA RUBRA* L. (*POACEAE*) AS A CELLULAR AUTOMATE GROWTH PROCESS

Предложена система правил, на основании которой процесс кущения овсяницы красной представлен в виде процесса роста клеточного автомата. Тождественный характер рекуррентных рядов для кущения овсяницы и для роста трехпозиционного клеточного автомата отражает тождество логики развития этих структур. Для расчета числа побегов любого порядка на каждом шаге развития предложена формула, полученная разложением ряда Фиббоначи.

Развитие большинства растений можно рассматривать как развитие последовательной серии сходных метамеров. Конечная форма имеет вид конструкции, составленной из однородных, однотипно соединенных элементов. Такие структуры рассмотрены в теории клеточных автоматов (Ulam, 1970). Для элементарной ячейки записывается программа развития в форме правил порождения, сохранения и отмирания ячейки, а конечная структура образуется на основе заданных правил поведения. Теория клеточных автоматов может быть использована для интерпретации развития ряда биологических форм, представляющих рассеченные или ветвящиеся метамерные структуры. Цель настоящей работы: построение алгоритма роста куста овсяницы красной с позиций теории клеточных автоматов.

В работах Н. Г. Рытовой (1967, 1971) дан детальный морфологический анализ кущения овсяницы красной, который позволил представить развитие вегетативной сферы этого растения в виде схемы (рис. 1).

Обобщенное графическое изображение кущения овсяницы наглядно показывает, во-первых, метамерный характер строения, во-вторых, определенную закономерность развития этой структуры.

Сформулируем правила, позволяющие автоматически получить развитие указанной структуры. В качестве элементарной ячейки выберем трехпозиционный автомат. Обозначим элементарную ячейку знаком квадрата, а состояния, которые может принимать автомат, — индексами q, Q и 0. Назовем состояние q — исходным, Q — промежуточным и 0 — конечным.

А. Правила перемены состояний:

1) переход из одного состояния в другое совершается за один шаг;

2) переход совершается последовательно и только в одном направлении.

Б. Правило сохранения:
ячейка в состоянии 0 сохраняет свое состояние в каждом последующем шаге развития.

В. Правило порождения:
каждый переход (шаг) сопровождается порождением новой ячейки. Новая ячейка всегда приобретает исходное состояние.

Г. Правила пространственной ориентации:

1) переход ячейки из состояния q в состояние Q сопровождается порождением новой ячейки на апикальной стороне исходной ячейки;

2) переход ячейки из состояния Q в состояние 0 сопровождается порождением новой ячейки на латеральной стороне исходной ячейки.

Выбор латеральной стороны у фитомера осуществляется поворотом по винтовой линии на угол чуть меньше 180°. Для графического отображения трехмерной структуры на плоскости мы используем принцип симметрии.

Важным моментом развития является прекращение роста, но анализ факторов терминации выходит за рамки настоящей работы.

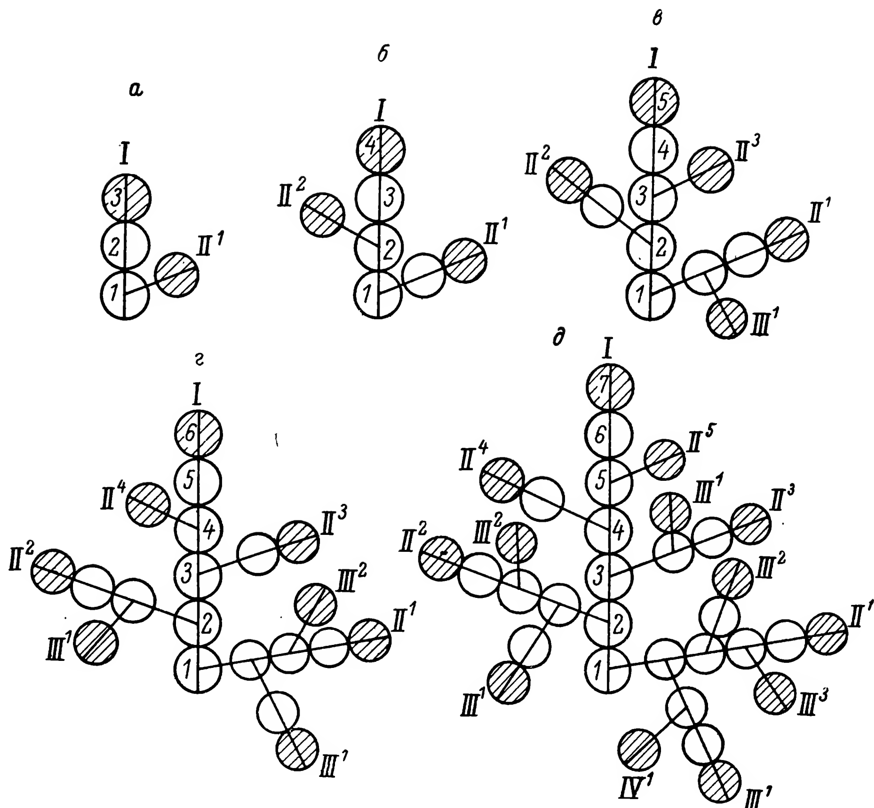


Рис. 1. Появление и рост боковых побегов разных порядков и рост листьев на главном побеге у *Festuca rubra* L. (а—д) (по Н. Г. Рытовой, 1967).

1—7 — порядковые номера (ярусы) листьев главного побега (I); *II¹—II⁵*, *III¹—III³*, *IV¹* — побеги 2—4-го порядков; *заштрихованные кружки* — одновременно растущие листья.

Одновременное выполнение системы правил А—Г позволяет получить следующую серию автоматов (рис. 2).

Сравнение схемы кущения овсяницы и схемы развития клеточного автомата показывает их полный изоморфизм (ср. рис. 1 и 2). Можно с достаточным основанием предполагать, что процесс кущения реально подчиняется сформулированной системе правил. Найденный алгоритм развития представляет, очевидно, передаточную функцию, трансформирующую генетическую программу развития в органическую форму. Физические, химические и физиологические факторы развития выступают по отношению к тканям-мишеням и другим рецепторам не просто в форме градиентов и полей, но одновременно в форме управляющих сигналов определенного логического содержания. Управляющие сигналы «осмысляются» в рамках заранее заданного алфавита значений (в данном случае — три состояния ячейки). Автоматная модель роста иллюстрирует логический аспект морфогенеза.

На основе этой модели можно провести расчет общего числа побегов любого порядка в зависимости от номера шага (метамера главного побега).

Общее число побегов равно *n*-му члену ряда Фиббоначи. Каждый последующий член этого ряда равен сумме предшествующих

$$a_n = a_{n-1} + a_{n-2}.$$

Число побегов данного порядка равно сумме первых членов ряда данного порядка (см. таблицу). Например, число побегов пятого порядка на тринадцатом шаге развития будет следующим:

$$1+4+10+20+35=70.$$

Рис. 2. Схема развития трехпозиционного клеточного автомата.

а — исходный автомат (ячейка в состоянии *q*); *б* — структура, полученная за один шаг. Исходная ячейка перешла в состояние *Q* и породила на апикальной стороне новую ячейку в состоянии *q*; *в* — структура, полученная за второй шаг. Исходная ячейка из состояния *Q* перешла в состояние 0 и породила на латеральной стороне новую ячейку в состоянии *q*. Одновременно (синхронность развития) апикальная ячейка перешла в состояние *Q*, порождая новую апикальную ячейку в состоянии *q*; *г*—*е* — дальнейшие последовательные стадии развития клеточного автомата.

Определение числа побегов A_m порядка m как суммы первых k членов ряда данного порядка

Шаг	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
$m=1$	1 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0 +	0
$m=2$			1 +	1 +	1 +	1 +	1 +	1 +	1 +	1 +	1 +	1 +	1 +	1
$m=3$					1 +	2 +	3 +	4 +	5 +	6 +	7 +	8 +	9 +	10
$m=4$							1 +	3 +	6 +	10 +	15 +	21 +	28 +	36
$m=5$									1 +	4 +	10 +	20 +	35 +	56
$m=6$											1 +	5 +	15 +	35
$m=7$													1 +	6
		0	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144

Ряды для побегов каждого порядка построены на основе следующего рекуррентного соотношения: если

$$A_{m-1} = a_1 + a_2 + a_3 + \ldots + a_k,$$

то

$$A_m = a_1 + (a_1 + a_2) + (a_1 + a_2 + a_3) + \ldots + (a_1 + a_2 + \ldots + a_k).$$

Указанные ряды, как показывает сумма столбцов в таблице, представляют разложение ряда Фиббоначи.

Существенную особенность клеточного автомата, который в ходе своего развития образует структуры, изоморфные жизненным формам, составляет то факт, что он образуется в результате рекуррентных взаимодействий между функционирующими ячейками. Некоторые известные принципы организации живых систем, в частности принцип обратной связи в системах биохимических регуляций в клетке, дают основание объяснять явление образования формы биологических систем как следствие рекуррентных взаимодействий между гипотетическими ячейками.

ЛИТЕРАТУРА

Рытова Н. Г. (1967). Рост листьев, вегетативных побегов и формирование куста овсяницы *Festuca rubra* в год посева. Бот. ж., 52, 8.— Рытова Н. Г. (1971). Формирование свободно размещенных растений луговых злаков. Сельхоз. биология, 6.4.— Ulam S. (1970). On same mathematical problems connected with patterns of growth figures. In: Essays on cellular automata. Urbana.

Уральский государственный университет, Свердловск.

Получено 28 IX 1977.

УДК 581.13 : 58.01/.07.2 : 631.534.6

А. К. Фролов

АССИМИЛЯЦИОННЫЙ АППАРАТ КУСТАРНИКОВ ЛЕСОСТЕПНОЙ ДУБРАВЫ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОСВЕЩЕННОСТИ

A. K. FROLOV. ASSIMILATING APPARATUS OF SHRUBS IN FOREST-STEPPE OAK-FORESTS UNDER CONDITIONS OF DIFFERENT ILLUMINATION

У кустарников лесостепной дубравы (бересклетов европейского и бородавчатого, боярышника и терна), произрастающих в различных световых условиях, установлена высокая лабильность ассимиляционного аппарата. Изменения структуры листа происходят на тканевом, клеточном и субклеточном уровнях. Характер изменений связан главным образом с отношением вида к свету. Одни изменения можно рассматривать как приспособления к более полному поглощению света в условиях затенения, другие — как нарушения вследствие избытка света.

Одним из способов приспособления растений к световым условиям в местах произрастания является изменение структуры ассимиляционного аппарата (строения листа, числа и размеров хлоропластов, содержания пигментов). В настоящей работе экологическая лабильность структуры листа исследовалась у кустарников, живущих как под пологом леса и на лесных полянах, так и на открытых остепненных местообитаниях.

Наблюдения проводились в июне—июле 1975 и 1976 гг. в заповедной дубраве «Лес на Ворскле» Белгородской обл. Объектами работы были наиболее распространенные в условиях южной лесостепи кустарники — бересклет европейский *Euonymus europaea* L., бересклет бородавчатый *Euonymus verrucosa* Scop., боярышник отогнуточашелистный *Crataegus curvisepala* Lindm. и терн *Prunus spinosa* L.[1]

Изучались анатомическое строение листа, число хлоропластов и содержание зеленых пигментов. Клетки и ткани измерялись на срезах свежих листьев (Годнев, Калишевич, 1938; Годнев, Судник, 1956) в 30-кратной повторности. Число хлоропластов подсчитывали в клетках палисадной ткани на давленых препаратах, мацерированных 1 н. HCl тканей (Possingham, Saurer, 1969), в клетках губчатой ткани на тангентальных срезах свежих листьев в 50-кратной повторности. На основании измеренных величин рассчитывали «поверхностную плотность» хлоропластов (число их в 1 см^2 листа) и концентрацию хлоропластов в палисадной клетке (число их в 10^4 мкм^3 клетки). Для определения содержания хлорофилла высечки из листьев консервировали по методу Шестака (Šestak, 1971). Содержание хлорофилла определяли в ацетоновых вытяжках в 5-кратной повторности на спектрофотометре СФ-4А. Расчет производился на 1 см^2 листа и на хлоропласт. Материал собран под пологом леса, на лесной поляне, а также в соседних с дубравой кустарниковых

[1] Перечисление видов дается в порядке возрастания степени светолюбия.

зарослях в степных оврагах Астрасьевы яры. Листья для проб взяты со средней части побегов.

Под пологом леса летом освещенность в полдень составляет 1—2.5 тыс. лк, на открытых местообитаниях в Астрасьевых ярах — 45—50 тыс. лк. На лесной поляне в утренние и вечерние часы освещенность такая же, как под пологом леса; днем она быстро нарастает, достигая в полдень 85—100% от освещенности на открытом месте.

Сравнение строения листьев кустарников из разных местообитаний (см. таблицу) показало, что с повышением освещенности у всех кустарников листовая пластинка утолщается главным образом за счет увеличения толщины палисадной ткани. Отношение толщины палисадной ткани к толщине губчатой ткани возрастает в 2 раза. Число слоев клеток палисадной ткани у терна и боярышника изменяется от 1 до 2—3, у обоих бересклетов остается постоянным один слой. Клетки губчатой ткани всегда расположены в 3 слоя (у бересклета европейского в 3—4). Общей особенностью световых листьев является более плотная упаковка клеток из-за незначительной величины межклетников. Клетки палисадной ткани у кустарников (за исключением терна) вытягиваются в длину. Верхняя эпидерма образована более крупными толстостенными клетками. Все это подтверждает известную закономерность ксерофитизации листовой структуры в условиях большей освещенности (Василевская, 1954, 1965 и др.). Интересно отметить, что в связи с изменением толщины листа, губчатой и палисадной паренхимы отношение толщины паренхимы к толщине листа (показатель ассимилирующего объема) остается постоянным: не только для одного вида в разных световых условиях, но и для всех рассмотренных видов оно составляет примерно 0.7.

В строении пластидного аппарата также прослеживается определенная закономерность. С повышением освещенности у всех видов отмечается увеличение числа хлоропластов на единицу площади листа (рис. 1, *а*). Это отчасти объясняется тем, что у световых листьев утолщается паренхима и уменьшаются межклетники. Более точную картину концентрации хлоропластов в листе дает число хлоропластов в единице объема палисадной клетки (10^4 мкм^3). Ранее, на примере сныти — основного доминанта травяного покрова дубравы — было показано, что эта величина весьма лабильна и тесно связана с условиями освещенности (Фролов, 1977). В данном случае у терна и боярышника число хлоропластов на единицу объема палисадной клетки с повышением освещенности возрастает, а у обоих бересклетов резко снижается (рис. 1, *б*).

Известно, что в зависимости от освещения изменяется содержание зеленых пигментов в листьях. Под пологом леса содержание хлорофилла в единице площади листа у разных видов кустарников (а также других групп растений) примерно одинаково (Фролов, 1978). Как видно из рис. 2, *а*, с повышением освещенности содержание хлорофилла снижается, но остается одинаковым для всех видов. Видовые различия удается показать при расчете содержания хлорофилла на хлоропласт: содержание хлорофилла выше у бересклета европейского (рис. 2, *б*).

Приведенные данные свидетельствуют о достаточно высокой лабильности ассимиляционного аппарата кустарников. Наблюдаемое разнообразие структуры пластидного аппарата кустарников в разных световых условиях происходит за счет изменений на трех уровнях организации листа — тканевом (толщина тканей, число слоев клеток, величина межклетников), клеточном (размеры клеток, число хлоропластов в них) и субклеточном (количество пигментов в хлоропласте). Однако характер этих изменений связан с отношением вида к световому фактору.

У светолюбивых видов терна и боярышника, выросших в затенении под пологом леса, отмечается уменьшение числа хлоропластов на единицу поверхности листа по сравнению с экземплярами, растущими на открытом месте. Это происходит в основном за счет меньшей толщины листа, уменьшения числа слоев палисадных клеток, числа хлоропластов в клетке паренхимы и в единице объема клетки. Это «упрощение» структуры можно

Размеры тканей, клеток и число хлоропластов в них у листьев кустарников в разных условиях освещенности

Местообитание, освещенность (тыс. лк)	Вид	Толщина (мкм)			Число слоев клеток		Размеры клеток (мкм)				Число хлоропластов в клетке	
							палисадной ткани		губчатой ткани			
		листа	палисадной ткани	губчатой ткани	палисадной ткани	губчатой ткани	длина	ширина	длина	ширина	палисадной ткани	губчатой ткани
Под пологом дубового леса, 1.0—2.5	*Euonymus europaea*	188±12	66±6	69±11	2	3—4	33±3	30±3	53±10	40±9	35±6	24±4
	E. verrucosa	132±11	33±3	56±10	1	3	33±3	17±2	36±6	26±6	8±1	10±2
	Crataegus curvisepala	157±12	41±5	66±8	1	3	41±5	17±2	56±6	33±5	11±1	17±1
	Prunus spinosa	178±10	43±2	69±11	1	3	43±2	16±2	33±6	22±5	11±3	9±1
Лесная поляна, 25—30	*Euonymus europaea*	165±10	60±12	69±12	2	3—4	30±3	22±2	41±8	28±7	12±2	26±5
	E. verrucosa	175±12	43±5	66±12	1	3	43±3	21±2	46±5	26±6	18±2	14±3
	Crataegus curvisepala	271±10	111±12	98±10	2	3	55±6	16±2	—	—	—	—
	Prunus spinosa	188±10	76±9	63±10	2	3	38±4	13±2	26±4	16±3	12±2	8±2
Степные участки, 45—50	*Euonymus europaea*	235±10	99±12	79±12	2	3—4	50±6	26±4	32±8	22±5	11±1	12±3
	E. verrucosa	152±8	60±11	52±11	1	3	60±4	21±4	26±3	15±3	10±1	9±1
	Crataegus curvisepala	348±20	139±10	111±13	2	3	68±3	14±2	50±8	36±5	15±1	23±4
	Prunus spinosa	225±14	106±11	66±11	3	3	35±3	16±2	28±4	16±3	16±2	11±1

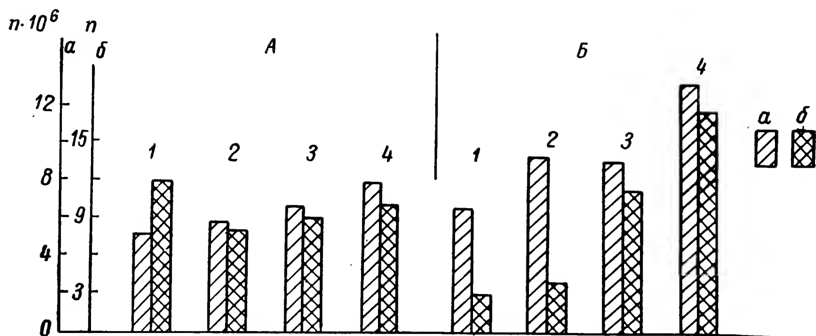


Рис. 1. Число хлоропластов *n* на 1 см² листа (*а*) и на 10⁴ мкм³ палисадной клетки (*б*) у кустарников в разных условиях освещенности.

А — под пологом леса, *Б* — степные овраги.
1 — *Euonytus europaea*, 2 — *E. verrucosa*, 3 — *Crataegus curvisepala*, 4 — *Prunus spinosa*.

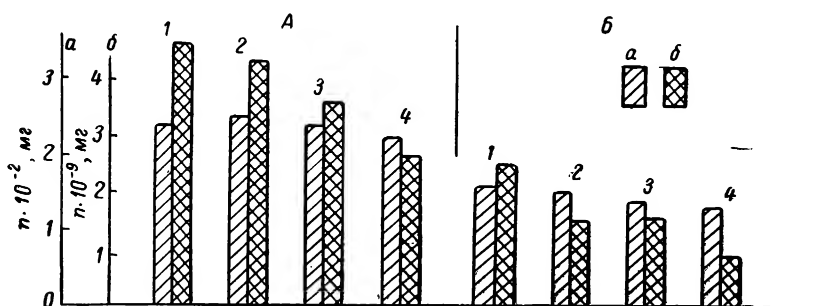


Рис. 2. Содержание хлорофиллов (a+b) на 1 см² листа (*а*) и на хлоропласт (*б*) у кустарников в разных условиях освещенности.

Обозначения те же, что на рис. 1.

рассматривать как результат недоразвития ассимиляционного аппарата светолюбивых видов в условиях затенения (Шульгин, Ходоренко, 1969). Однако такая структура позволяет полнее использовать слабый свет под пологом леса (Горышина и др., 1975), поэтому эти изменения могут рассматриваться как адаптивные. Зеленых пигментов в одном хлоропласте в затенении больше, поэтому количество хлорофилла на 1 см² листа у теневых листьев больше, несмотря на снижение поверхностной плотности хлоропластов.

Теневыносливые виды (оба вида бересклета) реагируют на осветление увеличением числа хлоропластов на единицу площади листа. Однако в отличие от светолюбивых видов это происходит в основном за счет увеличения объема клеток палисадной ткани (без увеличения числа их слоев) и уменьшения межклетников. При этом одновременно происходит уменьшение числа хлоропластов в единице объема палисадной клетки в 2—3 раза (двойное «разбавление»). Такие изменения носят скорее характер нарушений, что, очевидно связано с неблагоприятным воздействием избытка освещенности на пластидный аппарат бересклета.

Следовательно, можно предполагать, что у светолюбивых кустарников, выросших в затенении, структура пластидного аппарата в большей степени «прилажена» к световым условиям, чем у теневыносливых кустарников, вышедших на открытые местообитания.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений.— Василевская В. К. (1965). Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана. В кн.: Проблемы совре-

менной ботаники, т. 2, М.—Л.— Годнев Т. Н., С. В. Калишевич. (1938). Наблюдения над увеличением числа и размеров хлоропластов. В кн.: Памяти академика В. Н. Любименко, Киев.— Годнев Т. Н., Н. С. Судник. (1956). О концентрации хлорофилла в хлоропластах черешни в зависимости от светового режима. Физиол. раст., 3, 4.— Горышина Т. К., Л. Н. Заботина, Е. Г. Пружина. (1975). Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5.— Фролов А. К. (1977). Влияние условий освещенности в лесостепной дубраве на ассимиляционный аппарат сныти (*Aegopodium podagraria* L.). Вестн. ЛГУ, 3.— Фролов А. К. (1978). Ассимиляционный аппарат кустарников под пологом лесостепной дубравы. В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Л.— Шульгин И. А., Л. А. Ходоренко. (1969). Формирование оптического аппарата зеленого листа в связи с энергетической адаптацией к солнечной радиации. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 5.— Possingham J. V., W. Saurer. (1969). Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. Planta, 86, 2.— Šestak Z. (1971). Determination of chlorophyll a and b. In: Plant photosynthetic production.

Ленинградский государственный университет.

Получено 6 V 1977.

УДК 582.675.3 : 575.116.4

В. Н. Косенко

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ *GYMNOSPERMIUM ALTAICUM* (PALL.) SPACH И *GYMNOSPERMIUM DARWASICUM* (REGEL) TAKHT. (*BERBERIDACEAE*)

V. N. KOSENKO. COMPARATIVE KARYOLOGICAL STUDY OF *GYMNOSPERMIUM ALTAICUM* (PALL.) SPACH AND *G. DARWASICUM* (REGEL) TAKHT. (*BERBERIDACEAE*)

Приведены результаты сравнительно-кариологического изучения видов *Gymnospermium*. Впервые определено соматическое число хромосом у *G. altaicum* (Pall.) Spach и *G. darwasicum* (Regel) Takht. и описаны их кариотипы. *G. altaicum* и *G. darwasicum* имеют одинаковое число хромосом (2n=16), но хорошо отличаются по своей морфологии. В кариотипе *G. altaicum* выявлены три пары хромосом со вторичными перетяжками, в кариотипе *G. darwasicum* — одна пара спутничных хромосом. Дан сравнительно-кариологический анализ родов *Leontice*, *Gymnospermium* и *Bongardia*.

Род *Gymnospermium* представлен шестью видами, распространенными от Балканского п-ова до Северной Кореи (Тахтаджян, 1970). На территории СССР произрастают пять видов: *G. albertii* (Regel) Takht., *G. altaicum* (Pall.) Spach, *G. darwasicum* (Regel) Takht., *G. smirnowii* (Trautv.) Takht., *G. odessanum* (DC) Takht.

Кариологически изучены три вида: *G. albertii*, *G. odessanum* и *G. smirnowii* (Тахтаджян, 1969; Косенко 1977а). Г. Е. Капинос и Ф. В. Каграманова (1966) приводят для *G. smirnowii* (принимая этот таксон за *Leontice smirnowii* Trautv.) число хромосом 2n=14, определенное в клетках нуцеллуса и интегумента. Эти данные не соответствуют результатам наших исследований. Выводы Капинос и Каграмановой о близких филогенетических связях между *Leontice* (*G. smirnowii*, *L. armeniaca*, *L. ewersmannii*) и *Bongardia*, сделанные на основании якобы одинакового числа хромосом (2n=14) у этих родов, мы считаем неубедительными. *G. altaicum* и *G. darwasicum* кариологически не были изучены.

Целью настоящей работы явилось: 1) кариологическое изучение *G. altaicum* и *G. darwasicum*, 2) сравнение на уровне кариотипа всех изученных видов *Gymnospermium*, 3) сравнительно-кариологическое изучение трех близких родов *Berberidaceae*: *Leontice*, *Gymnospermium* и *Bongardia* с учетом результатов наших исследований, опубликованных в предыдущих статьях (Косенко, 1977а, б).

Материал и методика

Гербарий и живой материал (клубни) *G. altaicum* были собраны нами во время экспедиционной поездки 1977 г. на территории Казахской ССР. Клубни и гербарий *G. darwasicum* были собраны А. Л. Тахтаджяном, И. Г. Чукавиным и Н. С. Морозовой на территории Таджикской ССР в 1969 г. и любезно предоставлены нам для изучения.

Кариологическое изучение проводилось на давленых препаратах кончиков корней, полученных от клубней. Для определения соматического числа хромосом и изучения их морфологии применяли предварительную обработку корней 0.25% раствором колхицина и 0.008 М раствором гидрооксихинолина с фиксацией по Батталья и окраской по Фёльгену. Более подробно методика приготовления и изучения препаратов дана в наших предыдущих работах (Косенко, 1977а, б). Кариотипы *G. albertii*, *G. odessanum* и *G. smirnowii* были описаны нами ранее (1977а). В данной работе приведены числовые значения длины плеч хромосом и величина хромосомного индекса вышеуказанных видов для кариотипического сравнения их с *G. altaicum* и *G. darwasicum* (см. таблицу). Величину хромосомного индекса (F %) для всех видов определяли как отношение длины малого плеча хромосомы к общей длине хромосомы в процентах.

Результаты и обсуждение

G. darwasicum (Regel) Takht. 2n=16 (рис. 1, *а*, 2, *в*).

Место сбора: Тадж. ССР, южный склон Дарвазского хребта, долина р. Пяндж, ниже пос. Колай-Хумба, верхняя часть сая Порау, у снега среди камней, высота 1730 м над ур. м., 7 V 1969, А. Л. Тахтаджян, И. Г. Чукавин, Н. С. Морозова, гербарный № 20.

Размеры хромосом видов *Gymnospermium* (в мкм)

Хромосома	*G. smirnowii* (2n-16)			*G. altaicum* (2n-16)			*G. albertii* (2n-16.32)			*G. odessanum* (2n-16)			*G. darwasicum* (2n-16)		
	длина плеч	общая длина хромосомы	F %	длина плеч	общая длина хромосомы	F %	длина плеч	общая длина хромосомы	F %	длина плеч	общая длина хромосомы	F %	длина плеч	общая длина хромосомы	F %
I	7.3—6.2	13.5	46	[1.5—5.5] *—8.5	15.5	45	[1.2—4.7]—5.6	11.4	47	6.6—5.4	12.0	44	9.3—7.8	17.1	45
II	8.5—3.8	12.3	31	[3.6—6.1]—5.0	14.7	34	7.2—3.4	10.6	32	6.0—5.4	11.4	47	8.7—6.8	15.5	43
III	7.7—3.8	11.5	33	[2.0—7.2]—2.4	11.6	20	6.0—3.8	9.8	39	5.0—4.1	9.1	45	9.6—5.3	14.9	35
IV	7.3—3.4	10.7	31	7.2—4.4	11.6	38	S ** 6.1—1.6	7.7	20	5.0—4.0	9.0	44	7.4—5.0	12.4	40
V	6.9—3.0	9.9	30	5.3—4.2	9.5	44	[1.3—3.6]—2.0	6.9	30	4.7—3.6	8.3	43	8.1—4.0	12.1	33
VI	[1.1—5.2]—2.7	9.0	30	5.6—3.3	8.9	37	4.1—2.6	6.7	40	S 5.8—1.8	7.6	23	8.1—3.1	11.2	27
VII	5.2—[0.9—0.9]	7.1	25	5.3—3.0	8.3	36	4.0—2.0	6.0	33	S 5.0—2.0	7.0	28	S 7.2—2.5	9.7	25
VIII	[0.7—4.3]—2.1	7.1	30	4.5—2.1	6.6	33	2.8—2.4	5.2	46	3.7—2.3	6.0	38	5.0—3.1	8.1	38
		81.1			86.7			64.3			70.4			101.0	

* В квадратных скобках дан размер одного из плеч хромосомы со вторичной перетяжкой.
** S — спутничная хромосома.

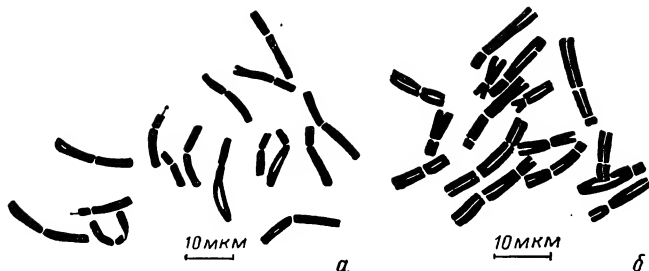


Рис. 1. Метафазные пластинки двух видов *Gymnospermium*.
а — *G. darwasicum* (2n=16), *б* — *G. altaicum* (2n=16).

Диплоидный набор представлен восемью парами хромосом размером от 17.1 до 8.1 мкм. В кариотипе выявлены метацентрические пары хромосом — I, II, субметацентрические — III, IV, VIII, акроцентрические — V, VI и VII. Среди акроцентрических хромосом VII пара является спутничной. Спутник маленький, точечного типа. Общая длина хромосом гаплоидного набора 101 мкм.

G. altaicum (Pall.) Spach. 2n=16 (рис. 1, *б*, 2, *г*).

Собран и изучен из четырех популяций юго-восточной границы ареала. На популяционном уровне кариотипические различия не обнаружены.

Популяция № 1. КазССР, отроги Заилийского Ала-Тау, окрестности г. Алма-Аты, вверх от пионерского лагеря «Орленок» на пригорках, 27 IV 1976, В. Н. Косенко, гербарный № 447.

Популяция № 2. КазССР, отроги Заилийского Ала-Тау, окрестности пос. Иссык, вверх от автовокзала среди кустарников, 30 IV 1976, В. Н. Косенко, гербарный № 448.

Популяция № 3. КазССР, отроги Заилийского Ала-Тау, окрестности пос. Талгар, на пригорках, 3 V 1976, В. Н. Косенко, гербарный № 449.

Популяция № 4. КазССР, отроги Заилийского Ала-Тау, окрестности пос. Тургень, около Кирпичного завода, 8 V 1976, В. Н. Косенко, гербарный № 450.

Диплоидный набор представлен восемью парами хромосом размером от 14.8 до 6.6 мкм. Из них I — метацентрическая, IV, V, VI и VII — субметацентрические, II, III и VIII — акроцентрические. Три пары хромосом имеют вторичные перетяжки. У I пары вторичная перетяжка располагается на одном из равных плеч у дистального конца хромосомы. Пары II и III хромосом имеют по одной вторичной перетяжке на большом плече также у дистального конца хромосомы. Спутничные хромосомы в наборе не выявлены. Общая длиниа хромосом гаплоидного набора равна 86 мкм.

Описанные кариотипы *G. altaicum* и *G. darwasicum* следует сравнить с ранее изученными кариотипами видов *Gymnospermium* (Косенко, 1977а).

На основании сравнительно-кариологического изучения рода *Gymnospermium* установлено, что все его виды имеют одно основное число хромосом (x=8) и, как правило, являются диплоидами (2n=16). У *G. albertii* выявлена тетраплоидная форма (2n=32), по-видимому автотетраплоидная, так как характеризуется таким же набором, как и диплоид этого вида. Тетраплоидом оказалось собранное на территории Таджикистана (пос. Такоб) одно растение, которое отличается от остальных растений этой популяции (кариологически изучено 4 растения, всего собрано 10 гербарных листов) только своими размерами. В частности, клубень тетраплоида в диаметре достигает 12 см, в то время как у диплоидов диаметр клубня равен 2—4 см.

В кариотипах *Gymnospermium* обнаружены три типа хромосом: метацентрические, субметацентрические и акроцентрические (см. таблицу). Спутничными, если такие присутствуют в хромосомном наборе, всегда

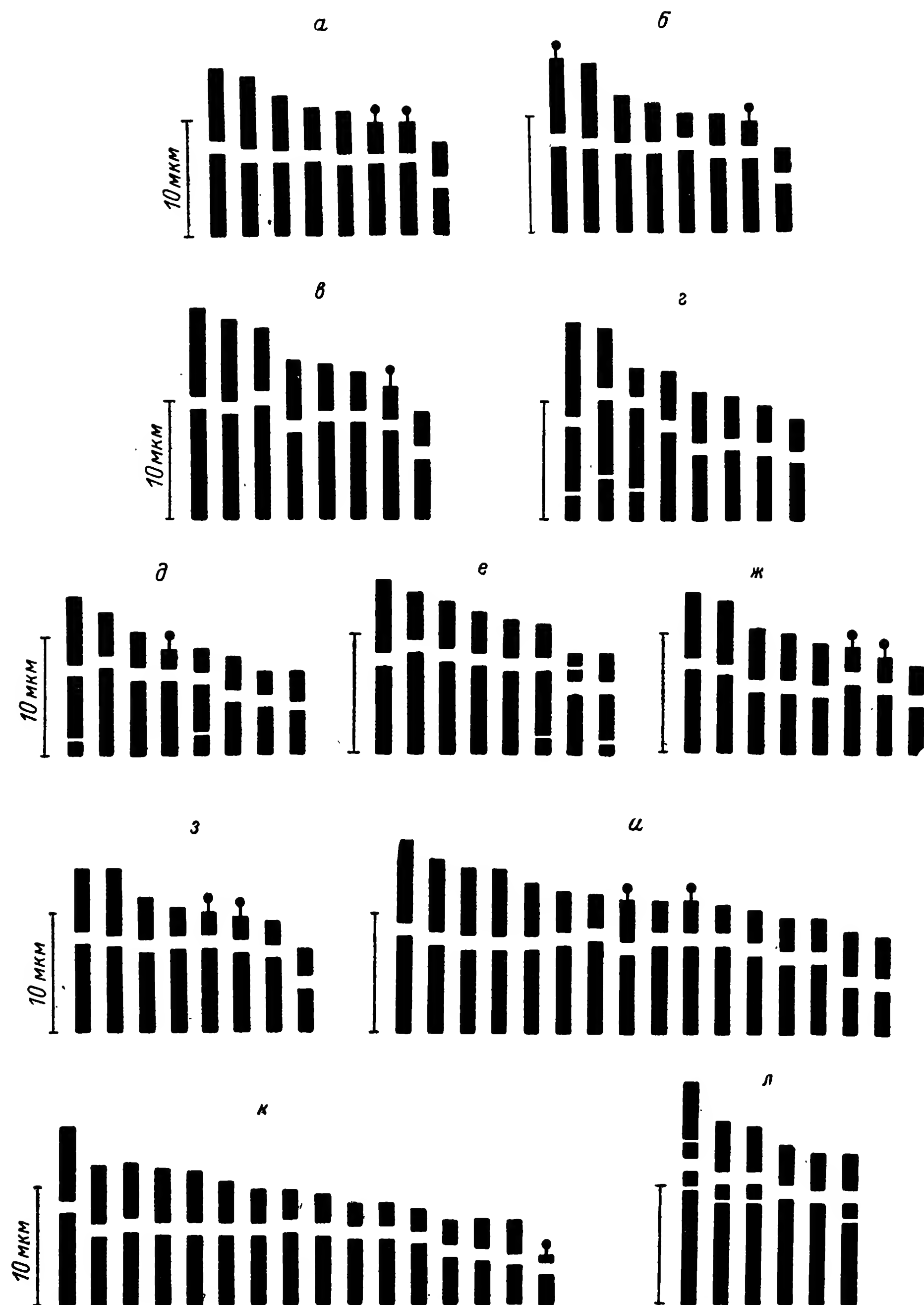


Рис. 2. Кариограммы видов *Leontice*, *Bongardia*, *Gymnospermium* (*Berberidaceae*).

а — *L. leontopetalum* (2n=16), *б* — *L. armeniaca* (2n=16), *в* — *G. darwasicum* (2n=16), *г* — *G. altaicum* (2n=16), *д* — *G. albertii* (2n=16, 32), *е* — *G. smirnowii* (2n=16), *ж* — *G. odessanum* (2n=16), *з* — *L. ewersmannii* (2n=32), *и* — *L. incerta* (2n=32), *к* — *L. incerta* (2n=32) с о. Барсакельмес, *л* — *B. chrysogonum* (2n=12).

являются акроцентрические хромосомы. Спутник у всех видов *Gymnospermium* маленький, точечного типа.

Кариотипы видов рода *Gymnospermium* в целом характеризуются хромосомами длиной от 15.9 до 6.6 мкм. Самые длинные хромосомы у *G. darwasicum* (17.1—8.1 мкм), самые короткие хромосомы имеет *G. albertii* (11.4—5.2 мкм).

На основании наличия или отсутствия спутничных хромосом и хромосом со вторичными перетяжками виды *Gymnospermium* можно разделить на три группы: 1) в кариотипе обнаружены спутничные хромосомы — *G. odessanum* и *G. darwasicum*, 2) в кариотипе выявлены хромосомы со вторичными перетяжками — *G. altaicum* и *G. smirnowii*, 3) в кариотипе обнаружены и спутничные хромосомы, и хромосомы со вторичными перетяжками — *G. albertii*.

Между кариотипами *G. odessanum* и *G. darwasicum* существуют незначительные различия по общей длине хромосом гаплоидного набора и по числу спутничных хромосом (рис. 2, *в*, *ж*). Общая длина хромосом гаплоидного набора у *G. darwasicum* больше (101 мкм), чем у *G. odessanum* (70.4 мкм). У *G. darwasicum* спутничной является VII пара хромосом, у *G. odessanum* — VI и VII пары.

G. smirnowii и *G. altaicum* имеют по три пары хромосом со вторичными перетяжками, но они хорошо отличаются друг от друга по морфологии хромосом (рис. 2, *г*, *е*). В кариотипе *G. smirnowii* VI, VII и VIII пары хромосом имеют вторичную перетяжку, а у *G. altaicum* вторичные перетяжки выявлены у I, II и III пар хромосом. У этих видов наблюдается также различие по морфологии VII пары хромосом, которая у *G. smirnowii* акроцентрическая, а у *G. altaicum* — субметацентрическая. По общей длине хромосом гаплоидного набора эти два вида практически равны.

Кариотип *G. albertii* отличается от кариотипов остальных изученных видов *Gymnospermium* наличием IV пары спутничных хромосом (рис. 2, *д*). В кариотипе *G. albertii* обнаружена вторичная перетяжка у I метацентрической пары хромосом, что характерно для кариотипа *G. altaicum*. Наличие вторичной перетяжки у V пары хромосом *G. albertii* также свидетельствует об отличии этого вида от других видов *Gymnospermium*. *G. albertii* характеризуется, кроме того, наименьшей длиной хромосом гаплоидного набора.

Таким образом, сравнительно-кариологическое исследование пяти видов *Gymnospermium* показало, что виды этого рода хорошо различаются между собой по кариологическим особенностям. На рис. 2 даны кариограммы изученных нами видов *Leontice*, *Bongardia* и *Gymnospermium*. Для диплоидных и автотетраплоидных видов приведен гаплоидный набор хромосом. Кариограмма *L. incerta* представлена 16 хромосомами, так как природа полиплоидности не достаточно ясна.

Сравнительно-кариологическое изучение *Bongardia*, *Leontice* и *Gymnospermium* выявило существующие различия между кариотипами этих родов (рис. 2, *а*—*л*). По кариологическим признакам обособленное положение занимает род *Bongardia*, характеризующийся иным основным числом хромосом (x=6), чем у родов *Leontice* и *Gymnospermium* (x=8). *Bongardia* представлена на территории СССР только диплоидной формой, тогда как Тёрен (Tören, 1950) для Турции указывает и тетраплоидную форму. Этот же автор (Tören, 1954) приводит для *Bongardia* другое основное число хромосом (x=7) и на основании изучения мейоза у этих растений делает вывод о природе VII хромосомы. По его мнению, VII хромосома в гаплоидном наборе *Bongardia*, вероятно, появилась в результате дупликации одной из имеющихся хромосом или фрагментации. Роды *Leontice* и *Gymnospermium* имеют как диплоидную, так и тетраплоидную формы.

Кроме этого, в хромосомном наборе *Bongardia* выявлены 4 пары хромосом со вторичными перетяжками, расположенными вблизи центромеры (рис. 1, *л*, 3, *а*). Хромосомы со вторичными перетяжками обнаружены и в кариотипах некоторых видов *Gymnospermium*, но число их меньше и вторичные перетяжки, как правило, располагаются у дистального конца хромосомы. Кариотип *Bongardia* является более асимметричным, так как в нем отсутствуют метацентрические хромосомы.

Кариотипы всех видов *Leontice* и некоторых видов *Gymnospermium* характеризуются наличием спутничных акроцентрических хромосом

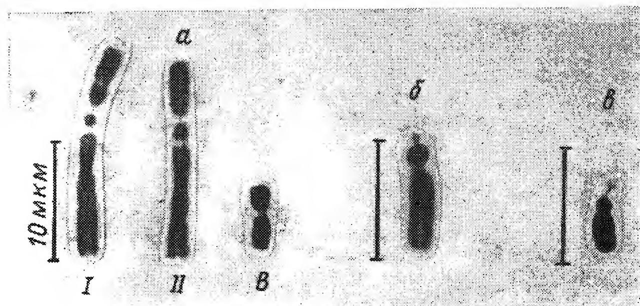


Рис. 3. Некоторые хромосомы *Leontice*, *Bongardia* и *Gymnospermium*.

а — *Bongardia chrysogonum* — хромосомы I и II пары со вторичными перетяжками и В-хромосома, *б* — спутничная хромосома *G. albertii*, *в* — спутничная хромосома *L. incerta* с о. Барсакельмес.

(рис. 3, *б*), которые отсутствуют в кариотипе *Bongardia*. Мы не обнаружили вторичных перетяжек у I и II пар хромосом *L. leontopetalum*, на которые указывал Тёрен (Tören, 1962).

Выявлены различия между изученными родами по величине отношения длины самой длинной к самой короткой хромосоме внутри набора. Величина этого показателя у *Bongardia* равна 1.5, у *Leontice* — 2, у *Gymnospermium* — 2.4. *Bongardia* имеет более длинные хромосомы (16.7—11.1 мкм), чем *Leontice* (13.7—6.5 мкм) и *Gymnospermium* (15.9—6.6 мкм).

У *Bongardia* и *Leontice* отмечены случаи кариотипической изменчивости: у *Bongardia* обнаружена В-хромосома, у двух видов *Leontice* выявлена гетероморфность хромосом.

Leontice и *Gymnospermium* обладают рядом сходных кариологических признаков: одинаковое основное число хромосом (x=8); встречаются диплоидные и тетраплоидные формы; хромосомные наборы представлены тремя типами хромосом — метацентрическими, субметацентрическими и акроцентрическими; спутничные хромосомы всегда акроцентрические; спутник маленький, точечного типа (рис. 3, *б*).

У *Leontice* в кариотипах обнаружены спутничные хромосомы, в кариотипах *Gymnospermium* выявлены как спутничные хромосомы, так и хромосомы со вторичными перетяжками.

По кариологическим особенностям наиболее сходными с *Leontice* видами являются *G. odessanum* и *G. darwasicum*, имеющие в кариотипе также спутничные хромосомы. Кариотипы *G. altaicum* и *G. smirnowii* в большей степени отличаются от кариотипа *Leontice*, так как характеризуются тремя парами хромосом со вторичными перетяжками.

Интересно, что у *L. incerta* существуют различия по кариотипу на уровне популяций. Кариотип *L. incerta* с о. Барсакельмес отличается от типичного кариотипа *L. incerta* по XVI паре хромосом, которая значительно меньше по величине и является спутничной (рис. 3, *в*).

В результате проведенного сравнительно-кариологического исследования трех родов семейства *Berberidaceae* (*Leontice*, *Bongardia* и *Gymnospermium*) установлены кариотипические особенности каждого из этих родов, черты сходства и различия между ними. Полученные кариологические данные в дальнейшем могут быть использованы для решения вопросов внутриродовой систематики и выявления филетических связей между близкими родами травянистых *Berberidaceae*.

В заключение приношу искреннюю благодарность Л. И. Вахтиной и Н. Д. Агаповой за ценные указания и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Капинос Г. Е., Ф. В. Каграманова. (1966). К биологии цветения и цитоэмбриологии *Leontice* L. Изв. АН АзербССР, сер. биол. наук, 1. — Косенко В. Н. (1977а). Сравнительно-кариологическое изучение трех родов сем. *Berberidaceae* (*Leontice*, *Bongardia*, *Gymnospermium*). Бот. ж., 62, 2. — Косенко В. Н. (1977б). Сравнительно-кариологическое изучение *Leontice ewersmannii* Bunge и *L. incerta* Pall. Бот. ж., 62, 7. — Тахтаджян А. Л. (1969). В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. Л. — Тахтаджян А. Л. (1970). О роде *Gymnospermium* Spach. Бот. ж., 55, 8. — Tören J. (1950). Les caractères morphologiques, anatomiques et cytologiquies de *Bongardia chrysogonum* Boiss. Rev. Fas. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B, 15, 3. — Tören J. (1954). Recherches sur des ecotypes de *Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss. Rev. Fas. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B, 19, 2. — Tören J. (1962). Recherches sur les *Berberidaceae* de la Turquie. II. Caractères cytologiquies du *Leontice leontopetalum* L. Rev. Fas. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B, 27, 3—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 V 1977.

УДК 582 : 582.893

В. Д. Турков, Г. А. Шелепина, М. Г. Пименов, В. Н. Тихомиров

ИССЛЕДОВАНИЕ КАРИОТИПОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *FERULA* L. (*APIACEAE*)

V. D. TURKOV, G. A. SHELEPINA, M. G. PIMENOV, V. N. TICHOMIROV. THE STUDY OF THE KARYOTYPES OF SOME SPECIES OF THE GENUS *FERULA* L. (*APIACEAE*)

Проведен сравнительный анализ кариотипов шести видов рода *Ferula*. Показано сходство между кариотипами видов *F. foetidissima* и *F. leucographa*, *F. akitschkensis* и *F. clematidifolia*. Выявлены отличительные особенности кариотипов *F. assa-foetida* и *F. diversivittata*. Полученные данные свидетельствуют о целесообразности использования сравнительного кариологического исследования в целях выявления видовых кариотипических особенностей ферул.

В комплексе современных методов систематики важное место занимают кариологические исследования. Они особенно перспективны в тех случаях, когда для решения вопросов систематики и филогении какого-либо таксона недостаточно использовать данные внешней морфологии. К числу таких таксонов относится семейство *Umbelliferae* (*Apiaceae*).

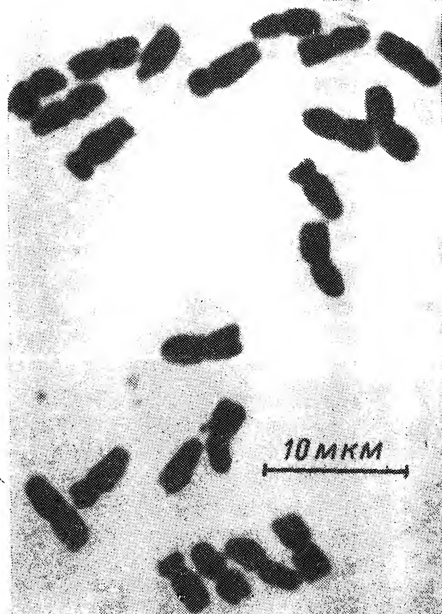
В частности, много нерешенных проблем в систематике рода *Ferula*, хотя он и был объектом монографического исследования Е. П. Коровина (1947). Полученные за последние 30 лет данные карпологического, анатомического, фитохимического, кариологического и других методов позволяют пересмотреть таксономическую структуру рода *Ferula*.

Ferula — крупнейший род зонтичных флоры Советского Союза, 98 его видов распространены преимущественно в Средней Азии и Казахстане.

Кариологически этот род изучен недостаточно. Известны хромосомные числа только 9 видов (около 6% общего объема рода). Из видов отечественной флоры числа хромосом определены лишь для *F. schtschurowskiana* Regel et Schmalh. (Тамамшян, 1933), *F. assa-foetida* L. (Häkanson, 1953), *F. jaeschkeana* Vatke (Leute, Speta, 1972). Все определенные до сих пор диплоидные числа одинаковы (2n=22) (Клицов и др., 1978 г.). Сравнительный анализ кариотипов ферул не проводился.

Эволюция ферул, насколько можно судить по имеющимся данным, проходила исключительно или преимущественно на диплоидном уровне, поэтому определение чисел хромосом не дает полезной для таксономии информации и перспективным представляется детальный сравнительный

Рис. 1. Метафазная пластинка *Ferula foetidissima* (2n=22).



анализ кариотипов видов, относящихся к разным подродам, секциям и подсекциям.

Начатое нами исследование предполагает кариотипический анализ всех видов рода *Ferula*. В данной работе впервые приводятся результаты исследования кариотипов шести видов этого рода, относящихся, по системе Коровина (1947), к разным внутриродовым группам.

Материал для исследования (семена) был собран в следующих пунктах:

Подрод *Scorodosma* (Bunge) Drude.

F. assa-foetida L. — Таджикистан, Ленинабадская обл., Ферганская долина, между Самгаром и оз. Оксукон, 19 VII 1974, М. Г. Пименов, Ю. В. Баранова.

Подрод *Narthex* (Falc.) Drude.

F. foetidissima Regel et Schmalh. — Таджикистан, Туркестанский хр., ручей Хушикат, 21 VII 1974, М. Г. Пименов, Ю. В. Баранова.

F. diversivittata Regel et Schmalh. — Узбекистан, Самаркандская обл., Зеравшанский хр., перевал Аман-Кутан, 27 VII 1974, М. Г. Пименов, Ю. В. Баранова.

Подрод *Peucedanoides* (Boiss.) Korov.

F. leucographa Korov. — Казахстан, Чимкентская обл., хр. Каратау, долина р. Бугунь близ пос. Байджисай, 8 VII 1973, М. Г. Пименов.

F. akitschkensis B. Fedtsch. — Казахстан, Талды-Курганская обл., урочище Ак-Ичке, 8 IX 1972, М. Г. Пименов.

F. clematidifolia K.-Pol. — Таджикистан, хр. Петра I, долина р. Обихингоу, 24 VII 1974, М. Г. Пименов.

Контрольные образцы плодов хранятся в карпологической коллекции Ботанического сада МГУ, гербарные образцы — там же в отделе флоры.

Для всех образцов применяли единую методику цитологического исследования, предназначенную для изучения структуры метафазных хромосом в соматических клетках кончиков корней на временных давленых препаратах (Турков, Шелепина, 1975). Корни обрабатывали насыщенным водным раствором α-бромнафталина при температуре $+5°$ C в течение 4 час. После фиксации материала в спирто-уксусной смеси (1 : 1) в течение 24—48 час. проводили окрашивание ацетокармином путем кипячения на водяной бане 8 м.

Микрофотосъемку пластинок метафазных хромосом проводили на микроскопе NEPK-2 фирмы Цейсс (фазовоконтрастный объектив $\times 90$, окуляр $\times 12.5$). По каждому образцу просматривали около 100 метафазных пластинок. Для кариотипического анализа отбирали по 8—10 метафаз, в которых хромосомы лежали в одной плоскости без наложений и имели четкую морфологию (рис. 1).

Морфологию хромосом изучали как на временных давленых препаратах корней проростков под микроскопом, так и на фотографиях метафазных пластинок.

При сравнительном морфологическом анализе хромосом нами употреблены следующие обозначения и расчетные формулы: L^a — абсолютная длина хромосомы, мк; ΣL^a — абсолютная длина диплоидного набора, мк; $L^r = (L^a / \Sigma L^a) \cdot 100\%$ — относительная длина хромосомы; L^a_k — абсолютная длина короткого плеча хромосомы; $I^c = (L^a_k / L^a) \cdot 100\%$ — центромерный индекс.

Морфометрическая характеристика хромосом шести видов рода *Ferula*

№ хромосомы	*F. assa-foetida* L^r, %	*F. assa-foetida* I^c, %	*F. foetidissima* L^r, %	*F. foetidissima* I^c, %	*F. diversivittata* L^r, %	*F. diversivittata* I^c, %	*F. leucographa* L^r, %	*F. leucographa* I^c, %	*F. akitschkensis* L^r, %	*F. akitschkensis* I^c, %	*F. clematidifolia* L^r, %	*F. clematidifolia* I^c, %
I	5.4±0.07	43.0±1.1	5.2±0.07	42.0±1.4	5.5±0.08	44.5±1.5	5.0±0.11	50.0±1.2	5.1±0.09	48.0±1.1	5.2±0.07	43.0±1.2
II	5.4±0.04	48.0±0.9	5.1±0.10	40.0±1.1	5.3±0.09	47.8±1.1	5.0±0.14	47.0±1.2	4.8±0.10	45.0±1.8	5.1±0.07	50.0±1.4
III	5.1±0.12	41.0±1.3	5.0±0.14	48.0±1.2	5.3±0.12	47.7±1.2	5.0±0.15	46.0±1.0	4.7±0.04	49.0±1.3	4.7±0.10	42.0±1.6
IV	5.0±0.06	42.0±1.8	4.7±0.09	48.0±1.4	4.8±0.04	43.0±1.0	4.8±0.09	25.0±1.1	4.7±0.06	35.0±1.6	4.7±0.13	27.0±1.0
V	4.8±0.10	41.0±1.4	4.6±0.08	49.0±1.0	4.6±0.10	43.0±1.0	4.7±0.08	46.0±1.4	4.6±0.07	47.0±1.7	4.5±0.09	43.0±1.2
VI	4.3±0.04	32.0±1.4	4.6±0.11	50.0±1.6	4.5±0.10	43.0±1.1	4.6±0.10	44.0±1.0	4.6±0.09	46.0±1.6	4.4±0.10	47.0±1.6
VII	4.2±0.11	46.0±1.7	4.6±0.06	24.0±1.3	4.3±0.11	26.4±1.4	4.6±0.07	28.0±1.1	4.5±0.07	30.0±1.1	4.3±0.11	50.0±1.0
VIII	4.2±0.09	28.0±1.0	4.4±0.07	43.0±1.6	4.1±0.08	40.8±1.6	4.4±0.09	48.0±1.5	4.2±0.05	43.0±1.4	4.3±0.09	26.0±1.1
IX	4.1±0.08	21.0±1.5	4.0±0.11	28.0±1.2	4.1±0.06	19.0±1.3	4.3±0.14	45.0±1.8	4.2±0.10	27.0±1.3	4.1±0.08	43.0±1.3
X	3.5±0.10	17.0±1.3	4.0±0.11	27.0±1.0	3.7±0.04	14.1±1.3	4.2±0.08	26.0±1.8	4.0±0.09	23.0±1.7	4.0±0.06	28.0±1.3
XI	3.5±0.11	24.0±1.3	3.2±0.04	22.0±1.2	3.7±0.10	10.6±1.2	3.3±0.06	14.0±1.4	3.8±0.06	43.0±1.6	3.8±0.08	21.0±1.1

В данном исследовании в основу кариотипического анализа положен принцип «наибольшего подобия гомологов». Две хромосомы считались гомологичными и получали номер соответствующей пары, если при последовательном, попарном сравнении с остальными хромосомами набора они оказывались наиболее близкими по величине и местоположению центромеры.

При изучении хромосомных наборов использовали классификацию типов хромосом по Левану (Levan et al., 1964) с некоторой модификацией: метацентрические — I^c% — 50.0—38.5; субметацентрические — I^c% — 38.5—25.0; субакроцентрические — I^c% — 25.0—12.5; акроцентрические — I^c% — 12.5—2.5.

Хромосомы измеряли с помощью кронциркуля на фотоотпечатках при общем увеличении 4500 раз с последующим сравнением с маштабом (линейкой объект-микрометра, сфотографированной при тех же условиях).

Результаты измерений хромосом представлены в таблице, где приведены средние значения относительных длин пар гомологов и их центромерных индексов, выраженные в процентах.

На основе данных таблицы построены идиограммы, которые являются схематическим изображением хромосомного набора с учетом количественных характеристик хромосом.

Полученные результаты измерений подвергались вариационно-статистической обработке по Фишеру—Стьюденту (Плохинский, 1970).

Все изученные нами виды *Ferula* имеют диплоидный набор хромосом 2n=22, размер хромосом варьирует от 4 до 7 мкм.

F. assa-foetida (рис. 2, *а*). Кариотип включает группу метацентрических хромосом (I, II, III, IV, V, VII), группу субметацентрических хромосом (VI, VIII) и группу субакроцентрических хромосом.

В группе метацентрических хромосом не представляется возможным идентифицировать пять пар хромосом (I, II, III, IV, V), так как они имеют близкие значения относительной длины (L^r=5.4—4.8%) и центромерного индекса (I^c=48—41%). Шестая пара метацентрических хро-

мосом (VII) индивидуализируется как самая короткая в группе (L^r=
=4.2%).

Группу субметацентрических хромосом составляют близкие по длине пары хромосом (VI, VIII). Между собой они не индивидуализируются (L^r=4.3—4.2%).

Группа субакроцентрических хромосом включает пару спутничных хромосом (IX), легко идентифицируемых в наборе, и две пары хромосом (X, XI), одинаковых по длине (L^r=3.5%), но различимых по значению центромерного индекса (I^c=17 и 24%).

F. foetidissima (рис. 2, *б*). В диплоидном наборе имеется семь пар метацентрических хромосом (I, II, III, IV, V, VI, VIII), две пары субметацентрических хромосом (IX, X) и две пары субакроцентрических хромосом (VII, XI).

На идиограмме видно, что метацентрические хромосомы представляют монотонно убывающий по длине ряд (L^r=5.2—4.4%). Они образуют четкую группу метацентриков (I^c=50—40%), в пределах которой хромосомы не идентифицируются.

Две пары субметацентрических хромосом (IX, X) образуют группу, в пределах которой они не идентифицируются, так как имеют близкие значения относительной длины (L^r=4.0—4.0%) и центромерного индекса (I^c=28—27%).

Субакроцентрические пары хромосом (VII, XI) легко различимы между собой, так как одна из них (XI) несет спутники на коротких плечах.

F. diversivittata (рис. 2, *в*). Кариотип включает семь пар метацентрических хромосом (I, II, III, IV, V, VI, VIII), одну пару субметацентрических хромосом (VII), две пары субакроцентрических хромосом (IX, X) и одну пару акроцентрических хромосом (XI).

В группе метацентрических хромосом условно можно выделить три пары (I, II, III) длинных хромосом (L^r=5.5—5.3%) и четыре пары (IV, V, VI, VIII) средних по длине хромосом (L^r=4.8—4.1%).

Группа субметацентрических хромосом представлена одной парой хромосом (VII), которая выделяется в наборе своим индивидуальным значением центромерного индекса (I^c=26.4%).

В группе субакроцентрических хромосом, которая представлена двумя парами хромосом (IX, X), идентифицируется каждая из них, так как IX хромосома — спутничная.

Акроцентрическая пара хромосом индивидуализируется в наборе благодаря значению центромерного индекса (I^c=10.6%).

F. leucographa (рис. 2, *г*). Кариотип включает семь пар метацентрических хромосом (I, II, III, V, VI, VIII, IX), две пары субметацентрических хромосом (VII, X) и две пары субакроцентрических хромосом (IV, XI).

В группе метацентрических хромосом условно можно выделить пять пар (I, II, III, V, VI) длинных хромосом (L^r=5.0—4.6%) и две пары (VIII, IX) средних по длине хромосом (L^r=4.4—4.3%).

Субметацентрические хромосомы (VII, X) различаются между собой по длине (L^r=4.6% для пары VII и L^r=4.2% для пары X).

Субакроцентрические хромосомы (IV, XI) легко различимы между собой, так как значительно отличаются по длине (L^r=4.8 и 3.3%) и, кроме того, пара XI имеет маркерный признак — спутники на коротких плечах.

F. akitschkensis (рис. 2, *д*). Кариотип содержит семь пар метацентрических хромосом (I, II, III, V, VI, VIII, XI), три пары субметацентрических хромосом (IV, VII, IX) и одну пару субакроцентрических хромосом.

В группе метацентрических хромосом условно можно выделить пять пар (I, II, III, V, VI) длинных хромосом (L^r=5.1—4.6%) и две пары (VIII, XI) средних по длине хромосом (L^r=4.2—3.8%).

Субметацентрические хромосомы незначительно разнятся между собой по длине (L^r=4.7—4.2%) и морфологии, поэтому в пределах группы они четко не идентифицируются.

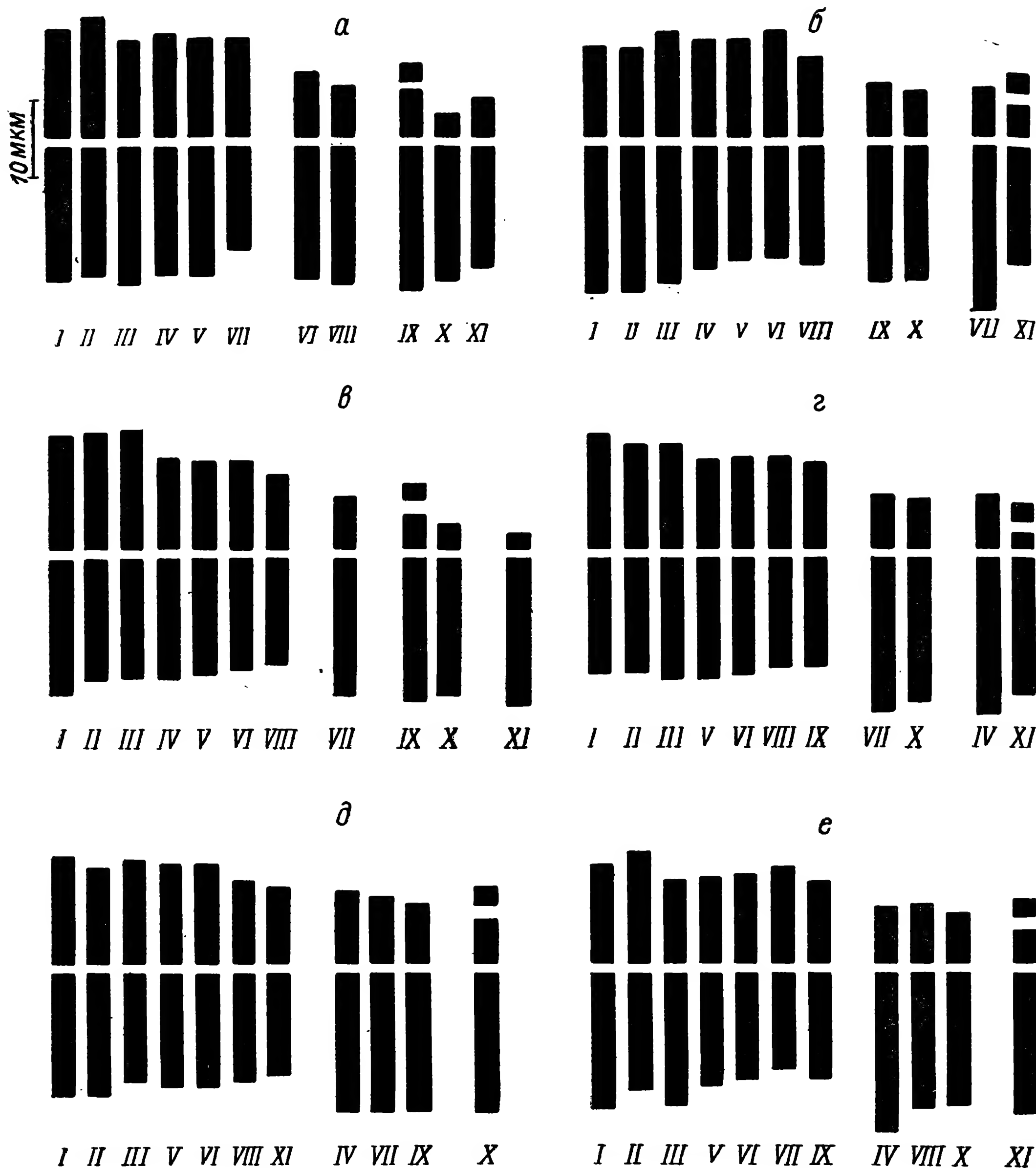


Рис. 2. Идиограммы шести видов *Ferula*.

Субакроцентрическая пара хромосом (X) легко выделяется в наборе благодаря наличию спутников.

F. clematidifolia (рис. 2, *е*). Кариотип содержит семь пар метацентрических хромосом (I, II, III, V, VI, VII, IX), три пары субметацентрических хромосом (IV, VIII, X) и одну пару субакроцентрических хромосом (XI).

В группе метацентрических хромосом условно выделяется две пары (I, II) длинных хромосом (L^r=5.2—5.1%) и пять пар (III, V, VI, VII, IX) средних по длине хромосом (L^r=4.7—4.1%).

Субметацентрические хромосомы (IV, VIII, X) составляют группу, в пределах которой их идентификация затруднена.

Пара субакроцентрических хромосом (XI) несет спутники на коротких плечах, поэтому при ее идентификации сомнений не возникает.

Как показывает приведенная морфометрическая характеристика кариотипов шести видов ферул, все виды, за исключением *F. assa-foetida*,

содержат в своих кариотипах по семь пар метацентрических хромосом, близких между собой по длине и значению центромерного индекса.

Субметацентрические хромосомы незначительно отличаются друг от друга по величине как в пределах каждого кариотипа, так и между кариотипами видов, но по количеству субметацентрических пар хромосом, содержащихся в каждом из кариотипов, отмечаются следующие различия: кариотипы *F. assa-foetida*, *F. foetidissima*, *F. leucographa* имеют по две пары субметацентрических хромосом, кариотип *F. diversivittata* содержит одну пару субметацентрических хромосом, кариотипы *F. akitschkensis*, *F. clematidifolia* — по три пары субметацентрических хромосом.

Несколько обособленное положение, которое занимает в роде *F. assa-foetida*, подтверждено данными кариотипического анализа. Специфической особенностью кариотипа *F. assa-foetida* является наличие трех пар субакроцентрических хромосом и шести пар метацентрических хромосом, в то время как кариотипы видов *F. foetidissima*, *F. diversivittata*, *F. leucographa* содержат по две пары субакроцентрических хромосом, а кариотипы *F. akitschkensis* и *F. clematidifolia* — по одной паре субакроцентрических хромосом.

Акроцентрические хромосомы встречаются только в кариотипе *F. diversivittata*, что является его отличительной особенностью. Своеобразие кариотипа *F. diversivittata* заключается и в том, что он имеет только одну пару субметацентрических хромосом в отличие от кариотипов остальных пяти видов ферул, содержащих по две или три пары субметацентриков.

Кариотипы всех изученных нами видов содержат по одной паре спутничных хромосом, причем спутники одного типа — маленькие, шарообразные, расположены всегда на коротких плечах субакроцентрических хромосом.

Полученные результаты сравнительного кариологического исследования позволяют говорить о сходстве кариотипов *F. foetidissima* и *F. leucographa*, *F. akitschkensis* и *F. clematidifolia*, что хорошо прослеживается на идиограммах.

Таким образом, проведенный нами сравнительный кариологический анализ шести видов ферул дал возможность выявить имеющиеся сходства и различия их кариотипов.

Приведенные данные свидетельствуют о целесообразности сравнительного кариологического исследования видов *Ferula* в целях выявления кариотипических особенностей. Оценить полученные материалы можно будет только в итоге дальнейшего более детального сравнительно-кариологического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Коровин Е. П. (1947). Иллюстрированная монография рода *Ferula* (Tourn.) L. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Тамамшян С. Г. (1933). Материалы по кариосистематике культурных и диких видов сем. *Umbelliferae*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. XI, 2. — Турков В. Д., Г. А. Шелепина. (1975). Морфологическая индивидуальность митотических хромосом растений. ДАН СССР, 221, 5. — Häkanson A. (1953). Some chromosome numbers in *Umbelliferae*. Bot. Notiser, 106. — Levan A., K. Frenga, A. Sandberg. (1964). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52, 2. — Leute G. H., F. Speta. (1972). Umbelliferen Studien zur «Flora Iranica». J. Österr. Bot. Zeitschr., 120.

Почвенный институт им. В. В. Докучаева,
Москва,
Московский государственный университет.

Получено 7 VI 1976.

В. И. Матвеев, М. П. Шилов

ОПЫТ ИНТРОДУКЦИИ ВОДЯНОГО ОРЕХА ИЗ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ В САРАТОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

V. I. MATVEEV, M. P. SHILOV THE EXPERIENCE OF INTRODUCTION OF THE WATER-CHESTNUT FROM VLADIMIR REGION INTO SARATOV RESERVOIR

Приводятся результаты эксперимента по интродукции видов водяного ореха *Trapa flerovii* Dobrocz., *T. rossica* V. Vassil., *T. metschorica* V. Vassil., плоды которых в 1972 г. были собраны в водоемах Владимирской обл. и перенесены в заливы Саратовского водохранилища (Куйбышевская обл.). Успешно прижившиеся и хорошо плодоносящие в новых условиях растения подтвердили ранее высказанную ботаниками гипотезу о теплолюбивости водяного ореха и его вымирании в северных районах вследствие понижения средних летних температур.

Среднеевропейские виды рода *Trapa* L. (водяные орехи, чилим) относятся к числу антропогенных реликтов, так как они исчезают не только вследствие неблагоприятных для них современных климатических условий, но и под влиянием деятельности человека. Так, в средней полосе европейской части СССР обильно и довольно часто водяной орех встречается лишь в местах, мало нарушенных человеком (некоторые участки поймы р. Клязьмы в пределах Владимирской обл. и поймы р. Оки на территории Окского заповедника в Рязанской обл.). В местностях же, сильно подвергнутых антропогенному влиянию, он сохранился лишь в единичных местообитаниях (в Московской и Ивановской областях осталось всего по одному местонахождению, в Горьковской обл. — 3, тогда как во Владимирской обл. только в пойме р. Клязьмы нами обнаружено 27 водоемов с его произрастанием).

До последнего времени исчезновение водяного ореха было связано с усиленным сбором его плодов населением. В ряде водоемов Владимирской обл. с каждого растения плоды по мере их созревания многократно собирались местными жителями, вследствие чего водяной орех в них полностью исчез.

По сведениям местных жителей, в период Великой Отечественной войны в водоемах Стойло, Ситиё, Коростелево, Рогановская заводь, Фрязинское и многих других (Владимирская обл.) плоды водяного ореха заготавливались в больших количествах, их запасали на целую зиму. В настоящее время в некоторых из перечисленных водоемов он остался лишь в единичных экземплярах.

Вследствие значительного уменьшения численности водяного ореха и количества занятых им местообитаний резко сократилось и естественное расселение его.

В последние годы сбор плодов для пищевых целей во многих местностях, в частности в Рязанской обл., прекратился и обилие водяного ореха местами постепенно восстанавливается; площади сохранившихся зарослей его увеличиваются. Он появляется в новых водоемах (Гущина, 1970). Во Владимирской обл. нами отмечено появление водяного ореха лишь в двух новых озерах — Дубняцкое и Рассохино. В некоторых водоемах резкое уменьшение обилия водяного ореха вызвано истреблением его ондатрой (оз. Сорокино, Ивановская обл.). Исчезновению водяного ореха в последние годы, очевидно, способствует и загрязнение водоемов, что ухудшает условия его произрастания.

Исчезновение водяного ореха иногда происходит вследствие спуска воды из пойменных водоемов. По этой причине только в пойме р. Клязьмы (Владимирская обл.) водяной орех исчез за последние 10 лет в трех озерах: Неково (окр. дер. Ладога), Техар и Быковское (окр. г. Вязники); вода из них была спущена при проведении лугомелиоративных работ. Перечисленные выше факты настораживают и требуют принятия действен-

ных мер по охране этого ценного растения. Необходимость скорейшего решения данного вопроса обусловлена еще и тем, что водяной орех в водоемах Владимирской обл. представлен значительным количеством видов, разновидностей и форм (Шилов и др., 1972). Многие из них встречаются лишь в отдельных водоемах. Очевидно, если эти формы вследствие тех или иных причин исчезнут из наших водоемов, то они уже будут потеряны безвозвратно. Наконец, водяной орех заслуживает охраны как ценное пищевое и лекарственное растение (Васильев, 1960): из листьев его выделены ценные вещества, в частности кверцетин, кемпферол, неорутин; получен лекарственный препарат трапазид (Оконенко и др., 1973).

По нашему мнению, сохранение водяного ореха должно идти двумя путями: охрана имеющихся зарослей и заселение им новых водоемов (Шилов, Михайлова, 1974). Последнее необходимо для того, чтобы в какой-то мере восстановить его ареал, особенно в местностях, где водяной орех уже полностью исчез вследствие истребления его человеком. Эта задача выполнима, так как водоемов, пригодных для произрастания этого ценного растения, в поймах европейской части СССР весьма много. Кроме того, можно создать промышленные заросли водяного ореха, рационально используя для его выращивания водохранилища в южных зонах СССР.

Собранный нами материал (Шилов, Михайлова, 1970, 1971; Шилов, 1973) о гидрохимических особенностях водоемов с водяным орехом позволяет сделать вывод, что он может прижиться в пойменных водоемах со слабокислыми либо нейтральными (pH=6.5—7) мягкими водами (общая жесткость 1.3—3 мг/экв), с несколько повышенным содержанием железа (от 0.1 до 2 мг/л) и незначительным содержанием сульфатов (14—50 мг/л), хлоридов (13—21 мг/л), кальция (1.5—2.8 мг/л) и магния (0.8—1.2 мг/л).

Известны неоднократные, в том числе и успешные, попытки разведения водяного ореха в водоемах средней полосы европейской части СССР (Васильев, 1960). Менее успешными эти опыты (проведенные за последние 40 лет) были в бассейне р. Клязьмы (несмотря на имеющиеся удачные попытки расселения водяного ореха в этом же бассейне в конце XIX—начале XX в. — Флеров, 1902).

В 1937 г. С. А. Стулов забросил в оз. Ратчино плоды водяного ореха, собранные в оз. Сорокино (территория бывшего Клязьминского заповедника, пойма р. Клязьмы). На следующий год им были отмечены всходы. Дальнейшая судьба этого эксперимента неизвестна, сведения об его результатах противоречивы. Позднее из этого же озера плоды неоднократно переносились в соседние с ним водоемы, но водяной орех не прижился.

В начале 60-х годов Ю. В. Варенышевым плоды водяного ореха были перенесены из оз. Великого в озера Кщара, Санхар и Юхор (Владимирская обл.). Однако положительных результатов этот эксперимент не дал, так как названные озера являются карстовыми и вода их богата солями кальция.

27 VIII 1972 М. П. Шилов засеял плодами водяного ореха, собранными в заводи Лопата, три озера, расположенные в пойме р. Клязьмы (Владимирская обл.), с благоприятным для его произрастания гидрохимическим режимом: оз. Карош (заброшено около 200 семян со стороны дороги Лунево—Сельцо), оз. Селянино и озеро-старица в притеррасной пойме р. Клязьмы слева от дороги Лунево—Оргтруд. Семена были заброшены на свободную акваторию в заросли кубышки желтой и элодеи канадской. Глубина посева от 0.2—0.5 до 2 м.

Через год, 21 VIII 1973, было обнаружено 10 среднеразвитых розеток водяного ореха в западной части оз. Селянина. Один из них рос в 3 м от берега на чистом от водных растений месте. В оз. Карош была обнаружена одна розетка — в зарослях кубышки при глубине 40 см. В озере-старице орех не был обнаружен.

Вновь эти водоемы нами были обследованы 15 VIII 1974. На оз. Карош водяной орех не был обнаружен, на оз. Селянине отмечена только

одна розетка. Таким образом, хотя гидрохимический режим этих водоемов достаточно благоприятный для водяного ореха, он в них не прижился.

Неудачи с расселением водяного ореха в водоемах Владимирской обл., вероятно, связаны с неблагоприятным температурным режимом. Эта мысль подтверждается фенологическими наблюдениями, проводимыми во Владимирской и Ивановской областях. Так, в жаркое лето 1972 г. в большинстве водоемов Владимирской обл. плоды водяного ореха вызрели раньше обычного срока. Запаздывание вызревания плодов (частого явления в другие годы) почти не наблюдалось (Шилов, 1973).

Совсем другая картина была летом 1976 г. В связи с тем, что первая половина лета (до середины июля) отличалась холодной и дождливой погодой, водяной орех развивался очень медленно. На осмотренных 8 VIII 1976 (период массового созревания плодов в обычные годы) 310 розетках на оз. Сорокине (Ивановская обл.) не было обнаружено ни одного зрелого плода. 31 VIII на 321 розетке было обнаружено всего 27 зрелых плодов, на осмотренных 3 IX розетках (29) — один зрелый плод. При этом наблюдались массовые бутонизация и цветение водяного ореха. При осмотре нескольких розеток водяного ореха в оз. Скородине (Владимирская обл.) 30 VIII 1976 зрелые плоды не обнаружены. Очевидно, резкие понижения летних температур, которые случались неоднократно, приводили к сильному снижению обилия водяного ореха в последующие годы, что нами и отмечено для его зарослей в оз. Сорокине летом 1977 г.

В 1956—1959 гг. были проведены опыты по интродукции водяного ореха из Астраханского заповедника в водоемы Куйбышевской обл.

В 1956 г. Т. И. Плаксина (1959) провела наблюдения за 11 растениями чилима, высаженными в нижнем пруду Куйбышевского ботанического сада. В то же время В. И. Матвеевым было посеяно 87 плодов в двух естественных водоемах поймы р. Самары около с. Смышляевка. В 1959 г. К. Белоусовой и А. Быстровой водяной орех выращивался в пруду агробиостанции Куйбышевского педагогического института. Проведенные опыты показали, что водяной орех из дельты р. Волги в местных водоемах вегетирует хорошо, цветет и даже успевает завязывать плоды, однако последние в Куйбышевской обл. не вызревают, что делает естественное возобновление этого однолетнего растения невозможным.

В связи со сказанным выше возникла мысль провести аналогичные опыты с водяным орехом, выращенным из плодов, собранных в более северных, чем Куйбышевская обл., районах страны.

Данную работу удалось осуществить лишь в 1972 г. Посевной материал был собран в ряде пойменных водоемов р. Клязьмы (Рогановская заводь, оз. Коростелевское и заводь Лопата) в пределах Владимирской обл. Для посева были собраны плоды следующих видов:[1] *Trapa flerovii* Dobrocz., *T. rossica* V. Vassil., *T. metschorica* V. Vassil.

Посев проводился в сентябре того же года на 5 участках верховий Саратовского водохранилища в пределах Куйбышевской обл. Орехи высевались группами по 20—30 штук. Всего было посеяно 1370 плодов водяного ореха (Матвеев и др., 1975).

В 1973 г. первые розетки листьев водяного ореха появились на поверхности воды 12 VI. Уже с июля диаметр отдельных розеток главного стебля достиг 12—13 см, при этом число листьев в розетках доходило до 14—17 штук.

К 17 VII число розеток на одном растении увеличилось до шести штук. Некоторые бутоны были готовы к распусканию. Первые цветки отмечены 20 VII. В начале августа наблюдалось массовое цветение водяного ореха. Краевые листья некоторых розеток побурели и покраснели, центральные листья оставались по-прежнему ярко-зелеными. На черешках листьев сформировались крупные вздутия — поплавки. Наряду с цветками на осмотренных розетках имелись весьма многочисленные мелкие плоды. Наиболее крупные из розеток несли по 1—3 почти зрелых плода зелено-

[1] Виды определены В. Н. Васильевым. Авторы выражают ему благодарность.

вато-коричневого цвета. К этому времени диаметр розеток достиг 44 см, число листьев увеличилось до 52.

Начиная с 21 VIII наблюдалось массовое отмирание краевых листьев розеток. Число завязавшихся плодов на одной розетке достигло 16—18, зрелых плодов — в среднем 3—4.

В сентябре преобладала холодная погода. Температура воды быстро понижалась и к началу октября составила всего +9.8° С. Похолодание вызвало покраснение всех листьев розеток. Цветение растений полностью прекратилось. К этому времени число зрелых орехов на одной розетке составляло в среднем 3—4 (при максимуме 8—10); вес свежих плодов был равен в среднем 4.8, наиболее крупных — 5.6 г.

Исходя из того, что общее число растений на всех пяти участках равнялось 625 и каждое из них имело в среднем 3 розетки, число зрелых плодов составило не менее 5500 штук. Если к этому добавить орехи, находящиеся в разных стадиях развития, то число это необходимо увеличить в 3—4 раза.

22 IX наблюдали массовое отделение листьев розеток от стеблей и опадание зрелых и полузрелых плодов. Орехи легко отделялись от растений даже при легком прикосновении. Внешний облик растений свидетельствовал о том, что вегетация их полностью закончилась. Многочисленные опавшие листья и отделившиеся куски стеблей в большом количестве покрывали поверхность воды, волны выбрасывали их на берега заливов.

В 1974 г. первая половина мая была жаркой и сухой, средняя температура воздуха составляла +15—25°, что превышает норму на 6—10°, в отдельные дни воздух прогревался до 27—33°. Июнь характеризовался пониженным температурным режимом и обилием осадков. В начале июня, когда температура воды достигла +15.7°, на поверхности воды появились первые розетки листьев водяного ореха. Начало июля характеризовалось теплой погодой. Средняя температура воздуха составила 23—25°, температура воды достигла 18—18.4°. Первые бутоны появились 17 VII. С середины второй декады июля температура воды приблизилась к своему максимуму, достигая в отдельные дни 21.6° (30 VII).

Массовое цветение водяного ореха началось со второй половины июля и закончилось к 9 VIII. Отмечено большое количество мелких завязавшихся плодов; длина отдельных стеблей на 28 VIII достигла 278—326 см. Число розеток на одном растении доходило до 6—7. Диаметр их равнялся 37 см и более, длина черешков листьев — 12—13 см. Число листьев в розетке составляло в среднем 40—44. На одной розетке обнаруживалось до 16 плодов, из них 8—9 почти зрелых. На черешках многих листьев сформировались вздутия-поплавки. Многие краевые листья покраснели.

В сентябре и октябре было тепло и сухо. Средняя температура воздуха в отдельные дни превышала многолетнюю на 4—8°, составляя 14—19°. Это сказалось и на температуре воды, которая даже в середине месяца не опускалась ниже +10°. Благодаря теплой погоде и сравнительно высокой температуре воды водяной орех в конце сентября—начале октября полностью закончил свою вегетацию. К этому времени приурочены массовое отделение листьев от стеблей и опадание зрелых и полузрелых плодов.

В целом летом 1974 г. водяной орех развивался хорошо. Число растений по сравнению с 1973 г. заметно увеличилось. Отдельные участки водной поверхности были покрыты почти смыкающимися между собой розетками из плавающих листьев.

В 1975—1976 гг. заросли водяного ореха на отдельных участках достигли естественной плотности. Основная масса плодов успешно вызревала, уже к середине октября все растения заканчивали свою вегетацию и отмирали задолго до наступления устойчивых холодов. Площадь, занятая зарослями, значительно увеличилась.

На основании наших наблюдений за произрастанием водяного ореха, собранного во Владимирской обл. и высеянного в водоемы Куйбышевской обл., можно сделать следующие выводы.

1. Климатические особенности Куйбышевской обл. по сравнению с таковыми Владимирской обл. являются более благоприятными для разведе-

ния водяного ореха. Будучи посеянным в заливах Саратовского водохранилища, он обильно вегетирует, цветет в более короткие сроки и формирует зрелые плоды.

2. При интродукции в качестве посевного материала следует использовать плоды водяного ореха, собранные в более северных и центральных районах европейской части СССР. Растения, выращенные из семян, полученных из южных районов нашей страны, требуют более длительного периода вегетации и не успевают образовать зрелые плоды, необходимые для ежегодного возобновления зарослей этого однолетнего представителя водной флоры.

3. Дальнейшее расселение водяного ореха представляется более целесообразным за счет посевного материала, полученного на базе уже имеющихся зарослей.

4. Успешная интродукция водяного ореха в водоемы Куйбышевской обл. подтверждает его теплолюбивость, что согласуется с мнением В. Н. Васильева (1960) об исчезновении водяного ореха в средней полосе европейской части СССР в связи с понижением летних температур.

5. Пересадка водяного ореха, исчезающего вследствие комплекса неблагоприятных факторов, является одним из действенных путей его сохранения как вида.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1960). Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. — Гущина Е. Г. (1970). К распространению *Trapa natans* L. s. l. в Рязанской области. Уч. зап. Рязанск. пед. инст., 106, Ботаника. — Матвеев В. И., М. П. Шилов, А. М. Зотов. (1975). Опыт культуры водяного ореха в водоемах Куйбышевской области. В кн.: Морфология и динамика растительного покрова, 5. Научн. тр. Куйбышевск. пед. инст., 163. — Оконенко В. У., М. П. Шилов, В. И. Литвиненко, А. И. Тихонов. (1973). Химический состав некоторых видов *Trapa* L. Раст. ресурсы, 2. — Плаксина Т. И. (1959). О возможности произрастания чилима (*Trapa natans* L.) в Куйбышевской области (предварительный отчет). Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., 23 — Шилов М. П. (1973). К экологии некоторых водных растений на северном пределе их распространения. Бот. ж., 58, 10. — Шилов М. П., Т. Н. Михайлова. (1970). Экологические и фитоценотические особенности водяного ореха (*Trapa natans* L.) в пойменных водоемах Владимирской области. Экология, 5. — Шилов М. П., Т. Н. Михайлова. (1971). Распространение водяного ореха (*Trapa natans* L. s. l.) в пойменных водоемах Владимирской области и их гидрохимическая характеристика. Гидробиолог. ж., 3. — Шилов М. П., Т. Н. Михайлова. (1974). Пути сохранения среднеевропейских видов *Trapa* L. в Подмосковье. В кн.: Природные ресурсы Москвы и Подмосковья. М. — Шилов М. П, Т. Н. Михайлова, Е. Г. Локтионов. (1972). Водяной орех (*Trapa natans* L. s. l.) во Владимирской области. Научн. докл. высшей школы, Биолог. науки, 3.

Куйбышевский педагогический институт,
Ивановский государственный университет.

Получено 6 VI 1977.

УДК 632.51 (470.332)

Е. В. Шлякова

СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ ПОСЕВОВ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

E. V. SHLYAKOVA. WEEDS OF FIELDS OF SMOLENSK DISTRICT

Изложены результаты изучения видового состава сорных растений и засоренности полей Смоленской обл. Выявлено 153 вида, из которых многолетников — 69, двулетников — 12, однолетников — 72. Установлены некоторые различия в обилии и встречаемости ряда видов у подножья Смоленской возвышенности и на ее наибольшей высоте. Отмечено расселение в посевах *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*, которые 100 лет назад были отмечены как редкие виды на территории области.

Смоленская область расположена в основном на Смоленской возвышенности; у ее подножия высота составляет 160—200 м над ур. м., 300—

Схематическая карта Смоленской области.

Черные кружки — пункты, в окрестностях которых обследованы сорные растения в посевах.



320 — в наиболее высоких точках. Область находится в полосе широколиственно-хвойных лесов (Лавренко, Исаченко, 1976). Преобладают дерново-подзолистые пылевато-суглинистые почвы средне- или сильно оподзоленные.

Климат умеренно-континентальный, со средними годовыми температурами от 3.5 до 5° (Агроклиматический справочник. . ., 1959).

Первые сведения по флоре Смоленской области относятся к началу XIX в. (Бошняк, 1815). О сорных растениях упоминает А. И. Колмовский (1875) (цит. по: Имшенецкий, 1912) и М. А. Энгельгардт (1887). По сорным растениям этой территории имеется несколько работ Я. Я. Алексеева (1926а, б, 1928, 1936, 1948, 1961), Я. Я. Алексеева с соавторами (1935) и А. К. Скворцова (1961). В «Рекомендациях по борьбе с сорными растениями . . .» (1962) дан список наиболее часто встречающихся видов сорных растений.

В последнем издании «Определителя растений Смоленской области. . .» Алексеева (1961) не значится ряд часто встречающихся видов: *Chenopodium glaucum*, *Euphorbia helioscopia*, *Fumaria officinalis*, *Galeopsis bifida*, *G. ladanum*, *Lycopsis arvensis*, *Myosotis arvensis*, *Vicia angustifolia*, *V. hirsuta*, *V. sativa*, *Viola arvensis*. В «Рекомендациях по борьбе с сорными растениями. . .» (1962) к числу обременительных сорных растений отнесены виды, изредка встречающиеся в посевах.

В 1975 г. мы обследовали посевы с целью выявления видового состава сегетальных сорных растений Смоленской обл. Были изучены посевы в окрестностях следующих городов: Велиж, Вязьма, Гагарин, Демидов, Знаменка, Починок, Рославль, поля вдоль трассы Сафоново—Издешково (см. рисунок). Всего просмотрено 235 полей в 12 хозяйствах.

При обследовании мы использовали методику маршрутных исследований, рекомендованную А. И. Мальцевым (1909).

В Смоленской обл. из зерновых культурных растений возделываются озимая рожь и пшеница, из яровых — ячмень, овес, гречиха, из пропашных — картофель, капуста, морковь, томаты, огурцы. Выращиваются однолетние травосмеси: овес с горохом, овес с люпином и многолетние травосмеси: клевер с различными многолетними злаками; из однолетних бобовых выращиваются люпин и горох.

Биологический состав сорных растений Смоленской обл. показан в табл. 1 и 3, их видовой состав — в табл. 2.[1]

Как видно из табл. 1, для всех посевов области характерно повышенное засорение многолетними видами. Так, соотношение однолетних и многолетних сорных видов в посевах озимых 1 : 1, такое же — в посевах пропашных и льна; в многолетних травах 1 : 1.5.

Как видно из табл. 2 и 3, основными засорителями посевов озимых являются 7 видов многолетников: *Achillea millefolium*, *Agrostis gigantea*, *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens*, *Mentha arvensis*, *Plantago major*, *Ranunculus repens*, и 5 видов однолетников: *Centaurea cyanus*, *Myosotis arvensis*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*, а на пониженных местах — *Gnaphalium uliginosum*.

Яровые засоряются в основном 5 видами многолетников: *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Equisetum arvense*, *Rumex acetosella*, *Sonchus arvensis*,

[1] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР» (1934—1964), «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964), «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

ТАБЛИЦА 1

Биологический состав сегетальных сорных растений Смоленской области

Биологические группы сорных растений	Хозяйственно-биологические группы культурных растений					
	озимые	яровые	пропашные	многолетние травы	лен	однолетние травосмеси
Однолетники	38	43	31	27	25	19
Двулетники	2	8	4	4	—	1
Многолетники	34	50	30	44	25	12
Итого	74	101	65	75	50	32

и 7 видами однолетников: *Bidens tripartita*, *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Polygonum lapathifolium*, *Raphanus raphanistrum*, *Spergula arvensis*, *S. sativa*. В пропашных культурах наиболее часто встречаются 6 многолетников: *Cirsium setosum*, *Equisetum arvense*, *Mentha arvensis*, *Rumex acetosella*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*, и 8 однолетников: *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Echinochloa crus-galli*, *Fumaria officinalis*, *Galeopsis tetrahit*, *Polygonum lapathifolium*, *Raphanus raphanistrum*, *Stellaria media*.

В посевах многолетних трав наиболее обильны 5 видов многолетников: *Agrostis gigantea*, *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Rumex acetosella*, *Sonchus arvensis*; из однолетников изредка встречается *Tripleurospermum inodorum*.

Наиболее обременительными сорняками посевов однолетних травосмесей являются многолетники *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis* и однолетники *Centaurea cyanus*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *Polygonum lapathifolium*, *Raphanus raphanistrum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*.

Лен высевается после клевера, как и во всех льносеющих районах; иногда к нему подсеваются многолетние злаки. В его посевах в большем количестве встречаются сорные растения, свойственные многолетним травам. Из многолетних сорняков посевы льна засоряют *Achillea millefolium*, *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Ranunculus repens*, из однолетников: *Centaurea cyanus*, *Polygonum aviculare*, *P. lapathifolium*, *Raphanus raphanistrum*, *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*. Специфический спутник льна — *Lolium remotum* — в пределах Смоленской обл., по-видимому, не имеет широкого распространения.

Из однолетних бобовых наибольшие площади в области занимает люпин желтый. Основными сорняками, часто засоряющими его посевы в обилии до 4 баллов, являются многолетники *Elytrigia repens*, *Rumex acetosella*, *Sonchus arvensis*, из однолетников *Centaurea cyanus*, кроме того, в посевах отмечены *Chenopodium album*, *Galeopsis speciosa*, *Raphanus raphanistrum*, *Spergula arvensis*. Посевы гороха менее засорены прежде всего из-за неблагоприятных световых условий для произрастания сорных растений: в обилии 3 балла в них встречены только *Elytrigia repens*, *Chenopodium album*.

Анализ видового состава основных засорителей посевов различных культурных растений показывает, что существует связь между биологией сорных и культурных растений. В посевах озимых зерновых чаще и в большем обилии встречаются виды, способные перезимовывать в вегетативном и даже цветущем состоянии, выдерживающие условия, свойственные периоду кущения озимых. В посевах яровых чаще произрастают сорные виды, которые по циклу развития близки к ним. Выделяется также группа сорных растений, которая в основном приурочена к посевам пропашных культурных растений как более нитрофильная и светолюби-

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость основных сегетальных сорных растений в посевах Смоленской области

Вид	Число полей (в %), где встречен вид						
	озимые	яровые	пропашные	многолетние травы	однолетние травосмеси	лен	люпин
Achillea millefolium	40	33	13	60	15	25	4
Agrostis gigantea	39	5	2	21	—	4	—
Artemisia absinthium	11	1	2	7	10	—	—
A. vulgaris	—	11	10	25	7	7	—
Bidens tripartita	22	11	8	4	7	10	—
Capsella bursa-pastoris	10	8	43	44	4	4	4
Centaurea cyanus	80	65	43	14	32	40	77
Chenopodium album	33	54	78	4	53	28	44
Ch. glaucum	—	1	19	—	4	—	—
Cirsium setosum	20	39	32	35	18	10	30
Crepis tectorum	20	14	2	4	4	14	4
Echinochloa crus-galli	—	8	30	—	—	7	—
Elytrigia repens	70	55	35	75	25	67	77
Equisetum arvense	50	42	39	28	14	10	7
E. sylvaticum	—	8	10	7	14	4	—
Erodium cicutarium	—	4	13	—	4	—	—
Erysimum cheiranthoides	7	9	24	—	—	—	—
Fumaria officinalis	—	2	30	—	—	—	—
Galeopsis bifida	40	2	19	—	10	35	14
G. speciosa	52	41	35	7	10	21	14
G. tetrahit	22	—	22	—	14	—	7
Gnaphalium uliginosum	35	9	2	—	—	7	—
Leontodon autumnalis	15	6	5	32	4	10	—
Leucanthemum vulgare	19	6	—	35	4	10	—
Matricaria discoidea	11	5	27	10	10	14	—
Mentha arvensis	—	15	35	—	4	4	4
Myosotis arvensis	44	16	2	4	4	10	—
Odontites rubra	15	—	—	25	—	—	—
Plantago lanceolata	—	2	2	23	—	—	—
P. major	19	24	10	23	7	2	—
Polygonum convolvulus	39	34	59	—	21	35	14
P. hydropiper	—	11	5	4	10	4	—
P. lapathifolium	11	43	73	—	32	40	14
Potentilla anserina	—	10	5	14	4	—	4
Ranunculus repens	15	5	2	10	4	4	—
Raphanus raphanistrum	4	40	51	7	21	28	55
Rumex acetosella	20	27	10	1	25	7	14
R. crispus	4	4	2	10	4	4	—
Setaria glauca	—	6	5	—	—	—	—
Sonchus arvensis	30	50	70	35	40	40	77
Spergula arvensis	7	30	16	—	7	7	10
S. sativa	—	15	16	—	14	4	4
Stachys palustris	20	33	40	—	10	4	18
Stellaria graminea	15	3	—	7	4	—	—
S. media	4	14	50	7	4	7	4
Tanacetum vulgare	7	8	2	10	4	7	4
Taraxacum officinale	7	—	8	14	10	4	—
Tripleurospermum inodorum	80	57	58	43	32	53	66
Vicia angustifolia	7	8	2	4	—	4	—
V. sativa	35	11	5	—	4	7	4
Viola arvensis	50	8	24	5	4	18	7

вая. В посевах однолетних травосмесей может существовать сравнительно небольшая группа видов, выносящих затенение.

Данные таблиц показывают, что в посевы клевера проникают сорные виды из луговых сообществ (*Achillea millefolium*, *Elytrigia repens*) и другие виды, которые засоряют посевы культурных растений.

Рассматривая посев как фитоценоз, мы принимаем его четырехъярусное сложение, предложенное Н. Ф. Комаровым (1938). На основании полученных нами материалов распределение сорных растений по ярусам

ТАБЛИЦА 3

Сегетальные сорные растения, встречающиеся в посевах Смоленской области в обилии 3 балла и более

Виды сорных растений и их биологические формы	Число полей (в %) с обилием вида не менее 3 баллов						
	озимые	яровые	пропашные	многолетние травы	однолетние травосмеси	лен	однолетние бобовые
Многолетники							
Кистекорневые							
Plantago major	10	6	—	2	—	—	—
Ползучие							
Ranunculus repens	7	1	—	1	—	4	—
Корневищные							
Achillea millefolium	10	—	5	5	—	4	—
Agrostis gigantea	22	1	—	15	—	—	—
Equisetum arvense	30	23	7	3	—	—	—
Elytrigia repens	55	40	5	30	20	25	77
Корнеотпрысковые							
Cirsium setosum	4	11	10	—	5	—	10
Sonchus arvensis	7	27	30	2	30	3	50
Однолетники							
Centaurea cyanus	40	20	15	—	10	16	70
Chenopodium album	7	30	40	—	50	8	30
Echinochloa crus-galli	—	3	15	—	—	—	—
Polygonum lapathifolium	—	20	7	—	15	11	—
Raphanus raphanistrum	—	11	17	—	15	8	30
Tripleurospermum inodorum	50	10	7	2	10	20	10

ТАБЛИЦА 4

Встречаемость обременительных видов в посевах на повышенных и пониженных участках Смоленской возвышенности

Вид	Группа по происхождению	Около 140 м над ур. м.		200—278 м над ур. м.	
		число полей (%), на которых встречен вид	в том числе в обилии 3 балла	число полей (%), на которых встречен вид	в том числе в обилии 3 балла
Artemisia vulgaris	р-с	7	—	10	0.8
Bidens tripartita	р-с	20	3	8	2
Centaurea cyanus	с	50	25	45	15
Chenopodium album	р-с	40	20	53	28
Cirsium setosum	с	23	3	40	13
Elytrigia repens	ап	60	50	47	25
Equisetum arvense	ап	23	17	40	9
E. sylvaticum	ап	7	—	8	—
Gnaphalium uliginosum	р-с	14	3	8	0.1
Mentha arvensis	ап	14	1	14	3
Polygonum convolvulus	с	33	6	35	7
P. lapathifolium	с	30	6	44	13
Sonchus arvensis	с	42	15	50	23
Tripleurospermum inodorum	р-с	40	9	42	10

Примечание. ап — апофит, с — сегетальный, р-с — рудерально-сегетальный.

в посевах Смоленской обл. представляется следующим: I ярус — 8 видов (5.2%), II ярус — 24 (15.7%), III ярус — 82 (58.6%), IV — 39 (25.5%).

Связь видового состава и встречаемости сорных растений с высотой мы выяснили путем сравнения посевов в окрестностях городов Велиж, Демидов (140—150 м над ур. м.), Знаменка (200 м над ур. м.) с посевами в окрестностях г. Вязьмы, с. Акатова Гагаринского р-на, территории вдоль шоссе Сафоново—Издешково (до 250 м над ур. м.), Рославля (с. Жарынь, 278 м над ур. м.). Результаты сравнения представлены в табл. 4.

В более низких частях рельефа чаще встречаются и имеют более высокое обилие виды-апофиты, произрастающие в относительно влажных местообитаниях, в том числе и луговое растение *Elytrigia repens*. Примерно одинаково часто встречаются в более низких местах и на возвышенности (или немного чаще на более высоком месте) строго сегетальные или рудерально-сегетальные, а также некоторые апофиты.

Посевы Смоленской обл. засорены *Galeopsis tetrahit*, который характерен для посевов западных областей лесной зоны и Западной Европы. В посевах пропашных отмечен *G. pubescens*, указанный для верхне- и среднеднепровского флористического района и широко распространенный в Средней Европе («Сорные растения СССР», 1935). Кроме того, в посевах области зарегистрированы представители выделенной нами для Горьковской обл. (Шлякова, 1976) экологической группы степных и лесостепных сорных растений *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*. Здесь эти виды имеют очаговое местонахождение. В с. Жарынь Рославльского р-на *E. crus-galli* отмечен нами на одном поле ячменя и пяти полях, занятых пропашными культурами, *S. glauca* — на двух полях пропашных культур и четырех полях ячменя. В посевах в районе трассы Сафоново—Издешково *E. crus-galli* зарегистрирован в посевах ячменя, предшественником которого был картофель (обилие 3 балла); *S. glauca* — на одном поле ячменя. В Знаменке все посадки картофеля обильно засоряет *E. crus-galli*. Оба вида достигли границ северного агроклиматического района области, в котором сумма температур выше +10° составляет 2000°. В Демидове *E. crus-galli* засорял 2 поля ячменя и поля пропашных культур (в обилии 2 балла); *S. glauca* зарегистрирован на поле картофеля. В Велиже *E. crus-galli* отмечен на двух полях пропашных культур и на двух полях льна. В посевах в окрестностях городов Вязьмы и Починок, а также с. Акатова (Гагаринского р-на) эти виды нами не отмечены. На юге области, в Рославльском р-не, в посевах произрастают *Knautia arvensis* (засорено до 25% полей) и *Artemisia absinthium* (17%). Оба вида лишь единично встречаются в более северных районах области, но они обычны в посевах северной части лесостепи и полосы широколиственных лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Смоленской области. (1959). Смоленск. — Алексеев Я. Я. (1926а). Очерк растительности Ельнинского и Рославльского уездов Смоленской губернии. — Алексеев Я. Я. (1926б). Картина засоренности крестьянской ржи Смоленской губернии. — Алексеев Я. Я. (1928). Список растений, новых для Смоленской губернии. Тр. общ. изучения природы Смоленск. губ., 4. — Алексеев Я. Я. (1936). Полевые сорняки Западной области и меры борьбы с ними. — Алексеев Я. Я. (1948). Полевые сорняки Смоленской области и меры борьбы с ними. — Алексеев Я. Я. (1961). Определитель растений Смоленской области и смежных с ней областей. — Алексеев Я. Я., А. В. Жуковский, Г. Л. Граве. (1935). Растительность Западной области. — Имшенецкий А. З. (1912). Материалы для флоры Смоленской губернии. I. К истории изучения Смоленской губернии. — Комаров Н. Ф. (1938). Методика геоботанических исследований сорной растительности. В кн.: Методика геоботанических исследований. М.—Л. — Лавренко Е. М., Т. И. Исаченко. (1976). Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР. Изв. ВГО, 108, 6. — Мальцев А. И. (1909). Элементы сорной растительности на полях Петербургской губернии. Тр. Бюро по прикл. бот., 2, 2. — Рекомендации по борьбе с сорными растениями на территории колхозов и совхозов и других хозяйств Смоленской области. (1962). — Скворцов А. К. (1961). Некоторые новые данные о флоре Смоленской области. Бот. матер. Гербария Бот. инст. им. В. Л. Комарова,

21. — Сорные растения СССР. (1935). IV. М.—Л. — Шлякова Е. В. (1976). Сегетальная флора Горьковской области. Бот. ж., 61, 1. — Энгельгардт М. А. (1887). Список некоторых растений Смоленской губернии. Бот. зап., изд. при Бот. саде унив. в Петерб., I.

Ленинград. Получено 22 I 1976.

УДК 005 : 582.542.2 (47)

Л. Г. Тодераш, А. А. Чеботарь

CAREX STRIGOSA HUDS. (*CYPERACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

L. G. THODERASH, A. A. CHEBOTARU. *CAREX STRIGOSA* HUDS. (*CYPERACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Сообщается о нахождении *Carex strigosa* Huds. — нового вида для территории Молдавской ССР, который не указан и для европейской части СССР. Приведены данные о его распространении и хромосомном числе.

Изучение осок, произрастающих в Молдавии, дало возможность выявить новые и редкие для данной территории виды этого рода (Тодераш, 1976).

В результате исследования осок, собранных нами во время экспедиций 1976 г., обнаружен вид, ранее не известный не только для Молдавии, но и для всей европейской части СССР. Это осока сухощавая *Carex strigosa* Huds. До нашей находки считалось, что на территории Советского Союза *C. strigosa* встречается только на Кавказе (гербарные материалы Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград; Флора Кавказа, 1940).

На территории Молдавии *Carex strigosa* Huds. обнаружен в двух пунктах ее центральной части: Страшенский р-н, к юго-востоку от с. Скорены, в грабовой дубраве из дуба черешчатого (5 V 1976, Тодераш); Ниспоренский р-н, близ с. Чорешты, в грабово-дубовом лесу, долина Кобак (6 V 1976, Тодераш).

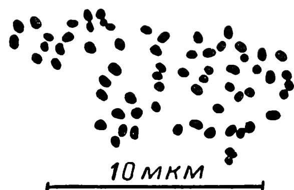
Гербарные образцы *C. strigosa* находятся в гербарии БИН и в Ботаническом саду АН МССР (Кишинев).

Согласно литературным данным, ближайшие к молдавским местонахождения *Carex strigosa* расположены на территории Чехословакии: в Моравии и Словакии (Horák, Dvořák, 1968) и в широколиственных тенистых лесах Румынии: в области Клужа, Брашова, Баната (Flora Republicii Socialiste România, 1966). Ареал этого вида осоки охватывает Атлантическую, Среднюю и отчасти Южную Европу, Кавказ (Талыш) и Северный Иран.

Carex strigosa относится к секции *Agastachys* (Fhrh.) подрода *Carex* (Кречетович, 1935).

Приводим краткую характеристику вида. Растение 30—90 см выс.; корневище короткое; стебель трехгранный, листья 6—10 мм шир., мягкие, плоские. Соцветие состоит из одного линейного мужского колоска 2—3.5 см дл. и пяти-семи женских линейных редкоцветковых колосков 3—6 см дл., на тонких ножках. Прицветные листья с длинными влагалищами и пластинками. Мешочки — трехгранные, продолговато-яйцевидные, 3-4 мм дл., со многими жилками, голые, с коротким носиком. Рылец — 3. Цветет в конце апреля—начале мая.

Первые сведения о числе хромосом у *C. strigosa* принадлежат О. Хейльборну (Heilborn, 1928, 1932) и Е. Дэвис (Davies, 1956), которые установили: 2n=66. Наши исследования подтвердили наличие такого же числа хромосом. Для изучения хромосом кончики корешков *C. strigosa* фиксировали по методике Карнуа в полевых условиях. Окраску пре-



Метафазная пластинка в меристеме корня *Carex strigosa* Huds. (2n=66).

паратов проводили пропион-лакмоидом. Для лучшей мацерации клеток использовали цитазу. Метафазные пластинки рисовали с помощью рисовального аппарата РА-4 на микроскопе МБИ-6 при увеличении 90×2.5×10. Хромосомы в метафазе мелкие, 0.6—0.9 мкм, округлой формы, спутники и центромеры не были обнаружены (см. рисунок).

Выражаем благодарность Т. В. Егоровой за оказанную помощь при определении данного вида осоки.

ЛИТЕРАТУРА

Кречетович В. И. (1935). Род *Carex* L. Флора СССР, III. — Тодераш Л. Г. (1976). Новые для Молдавской ССР виды рода *Carex* L. (сем. *Cyperaceae*). Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 3. — Флора Кавказа. (1940), II. — Davies E. W. (1956). Some new chromosome numbers in the *Cyperaceae*. Watsonia, 3, 5 : 242—243. — Heilborn O. (1928). Chromosome studies in *Cyperaceae*. Hereditas, II, 2—3 : 182—192. — Heilborn O. (1932). Aneuploidy and polyploidy in *Carex*. Svensk. Bot. Tidskr. 26, 1—2 : 137—147. — Horák I., I. Dvořák. (1968). Příspěvek k rozšíření a ekologii *Carex strigosa* Huds. na Moravě a Slovensku. Biológia, 23, 7 : 541—548. — Flora Republicii Socialiste România. (1966), W. II. Genul *Carex* L. Ed. Acad. Rep. Soc. România.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 30 VI 1977.

УДК 001.4 : 581

Т. А. Работнов

О ТЕРМИНЕ «ДЕРНИНА»

T. A. RABOTNOV. ON THE TERM «TURF»

Уже давно было обращено внимание на неправомерность использования термина «дернина» применительно к моховому покрову (Работнов, 1950). Однако до сих пор термины «моховая дернина», «дернина мхов» применяются отечественными учеными (см., например, очень интересную статью Л. Я. Смоляницкого, 1977). Между тем в русском языке под дерниной понимается «верхний слой почвы, густо заросшей травянистыми растениями и переплетенный их корнями» (Словарь русского языка, т. 1, 1959, с. 528). Аналогично трактуется этот термин в луговедческой и луговодственной литературе, а именно как верхний горизонт почвы, интенсивно пронизанный корнями трав. Дернина характерна для травяных биогеоценозов, особенно для луговых, где она рассматривается как один из основных биогеоценотических горизонтов (Работнов, 1974, с. 22). В зависимости от типа биогеоценоза или особенности травяных синузий и парцелл дернина может быть выражена в различной степени. Мхи не имеют корней и потому не могут образовывать дернину. Для характеристики мохового покрова следует использовать другой термин. В свое время по аналогии с терминами «древостой», «травостой» мы предложили термин «мохостой», который достаточно точно характеризует сущность явления.

Попутно целесообразно отметить неправомерность использования терминов «задернение», «задернованность» для характеристики покрытия почвы основаниями растений (площади оснований). Под задернением, или задернованностью, следует понимать степень развитости дернины, т. е. степень пронизанности верхнего слоя почвы корнями.

А. П. Шенников (1925) предлагал определять задернение по объему подземных органов в процентах от общего объема дернины. Однако поскольку один и тот же объем подземных органов может быть образован корнями различного диаметра, целесообразнее задернение характеризовать общей длиной корней в единице объема дернины. Общую же длину корней нетрудно определить, зная объем корней различного диаметра, по формуле

$$h = 4v/\pi d^2,$$

где h — длина корней, v — объем, d — диаметр (Работнов, 1963, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А. (1950). (*Рец.*). Карта растительности европейской части СССР и пояснительный текст к ней. 1950. Бот. ж., 35, 4. — Работнов Т. А. (1963). Биологические и экологические основы рационального использования и улучшения сенокосов и пастбищ. В кн.: Природные сенокосы и пастбища. М.—Л. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. Изд. МГУ. — Смолянницкий Л. Я. (1977). Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов. Бот. ж., 62, 9. — Шенников А. П. (1925). Опыт количественного определения степени задернения луговых почв. В кн.: Материалы Вологодск. с.-х. оп. ст., 2.

Московский государственный университет. Получено 24 X 1977.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 581.9 (47+57)

ПАМЯТИ МИХАИЛА ПЛАТОНОВИЧА ПЕТРОВА (26 IX 1906—6 VI 1978)

L. E. RODIN, O. V. ZALENSKY. IN MEMORIAM MIKHAIL PLATONOVICH PETROV.

6 июня 1978 г. скоропостижно скончался академик Академии наук Туркменской ССР Михаил Платонович Петров — известный ученый, широко признанный в кругах ботаников и географов нашей страны и за рубежом.[1]

Михаил Платонович начал свою научную деятельность в области геоботаники. В 1926 г. он работал в Геоботаническом отделе Главного ботанического сада СССР (ныне БИН АН СССР), принимая участие в сборе материалов для Геоботанической карты европейской части СССР.

В 1928 г. М. П. стал директóром Репетекской песчано-пустынной станции (основана в 1912 г. Русским географическим обществом) Всесоюзного института растениеводства, руководимого академиком Н. И. Вавиловым. Здесь М. П. осуществил на протяжении шести лет широкие и глубокие исследования растений и растительности Каракумов — строение фитоценозов песчаной пустыни, их классификацию, фенологию и экологию различных жизненных форм, и особенно морфологию, развитие и распространение корневых систем. Наиболее широкую известность получили его замечательные работы по корневым системам псаммофитов Юго-Восточных Каракумов. Подобные исследования были одними из первых в нашей стране и к настоящему времени справедливо признаны классическими. От зоркого глаза М. П. не ускользали и споровые растения, он открыл и описал несколько новых видов грибов: *Camarosporium hypericorum* Petr., *Phoma arvensis* Petr., *Ph. erigerontis* Petr., *Queletia turkestanica* Petr., *Rhabdospora silenes* Petr., *Septoria hypochaeridis* Petr., *Stagonospora alchemillae* Petr.

Познание экологии пустынных псаммофитов, их роли в закреплении подвижного субстрата дало научную основу для разработки практических мероприятий по борьбе с песчаными заносами на железных дорогах, в оазисах, на промышленных объектах и т. п. Материалы, изложенные в докторской диссертации «Экологический режим пустыни Каракумы в связи с ее сельскохозяйственным освоением» (защищена в 1939 г. в Среднеазиатском государственном университете) и значительно обогащенные новыми исследованиями во многих районах аридной зоны нашей страны, были подытожены в книге «Подвижные пески пустынь и полупустынь Союза ССР и борьба с ними» (1950). В этой монографии М. П. выступает не только как геоботаник, но и как «песковед» и климатолог, т. е. как географ. В ней М. П. поместил разработанную им оригинальную классифи-

[1] Мы не ставим перед собой задачу дать полный обзор деятельности покойного, да это и невозможно в краткой статье. О других научных работах М. П. Петрова см.: Изв. АН ТуркмССР, 1957, 1, с. 1; Изв. ВГО, 1957, 89, 3, с. 264; 1966, 98, 5, с. 451; Вестн. ЛГУ, сер. геол. и геогр., 1966, 4, с. 147; Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 1966, 4, с. 87; Изв. АН СССР, сер. географ., 1967, 1, с. 151.

кацию типов песков, которая, будучи фундаментально научной, в то же время доступна для использования в практических целях.

После трех лет работы (1934—1937) в Бюро пустынь ВИРа Михаил Платонович был направлен Н. И. Вавиловым в г. Каракалу на пост директора Туркменской опытной станции ВИРа, где он занимался изучением плодоводства «сухих субтропиков» Туркмении. Расширяется круг его интересов, он интенсивно работает по внедрению в культуру в разнообразных условиях различных растений. Возрастает степень ответственности и масштабы деятельности на новых служебных постах: директор Биологического института Туркменского филиала АН СССР (1941—1944), а затем заместитель председателя Президиума Туркменского филиала АН СССР (1944—1951), вице-президент Академии наук Туркменской ССР (1951—1956). Однако эти очень трудоемкие обязанности не отрывали М. П. от исследований пустыни и вообще аридной зоны, и уже не только своей страны, но и соседних стран. Он совершает большие экспедиции в Иран (1942—1943), Центральную Азию (1956—1959), посещает пустыни Северной Америки (1969). Итогом этих исследований явились книги и статьи по физической и ботанической географии Ирана, двухтомная монография «Пустыни Центральной Азии» (1966 и 1967) и, наконец, книга «Пустыни земного шара» (1973). Разработанная Михаилом Платоновичем классификация типов пустынь Азии настолько насыщена показателями растительности, что может считаться геоботанической. Она полностью помещена в изданной в США монографии «Пустыни мира» («Deserts of the World», 1968). Не только названные книги, но и многие более ранние публикации привлекали внимание за рубежом и использованы в общеизвестных сводках Г. Вальтера и других изданиях. М. П. Петрову принадлежит около 400 публикаций, в которых отражены его многогранные интересы, начиная с первых геоботанических и ботанико-географических работ и затем работ по физической географии, геоморфологии, климатологии, сельскому хозяйству, истории науки, библиографии и др.

Собранные Михаилом Платоновичем обильные коллекции растений существенно пополнили гербарии БИН АН СССР, Ташкентского университета, Института ботаники АН Туркменской ССР. Колекции М. П. отличаются тщательностью и полнотой, и по ним, в особенности по сборам в Центральной Азии (6000 листов), описано много новых видов из ряда семейств. Лично сам М. П. «увлекся» древним пустынным растением *Nitraria*, критически обработал коллекции его в гербариях СССР, Англии и США и написал монографический обзор рода *Nitraria* (1972). Признанием заслуг М. П. в изучении флоры пустынь может служить то, что его именем названо несколько видов растений (*Saussurea petrovii* Lipsch., *Synstemon petrovii* Botsch. и др.).

Начав работы в науке с участия в составлении Геоботанической карты европейской части СССР, М. П. и в дальнейшем уделял внимание не только геоботаническому картографированию, но и другим тематическим картам в качестве соавтора ряда больших коллективных карт (растительности — Средней Азии и Туркмении, почвенной — Туркмении и др.).

Разрабатывая многие вопросы ботаники (систематика и экология пустынных растений, классификация растительных сообществ и типов пустынь Азии, картография растительности ряда аридных территорий), а также работая над применением ее достижений в практических целях (организация пастбищ, сельскохозяйственное освоение пустынь и особенно закрепление подвижных песков), М.П.всегда активно содействовал развитию отечественной науки. Руководя аспирантами и другими молодыми учеными, М.П.многим из них привил стремление изучать в различных аспектах важнейший компонент биосферы Земли — ее растительный покров. За это ему особенно признательны широкие круги ботаников и Всесоюзное ботаническое общество, в рядах которого М.П. состоял полвека (с 1928 г.). Еще ранее он вступил в Географическое общество СССР, и с 1970 г. состоял его вице-президентом. М. П. был избран членом ряда международных научных организаций: Scientific Committee

on Problems of the Environment (SCOPE), International Council of Scientific Unions; Working group on Desertification in and around Arid Lands; International Geographical Union; International Cooperation Group on Sand Dune Reclamation; European Association of Earth Science Editors (EDITERRA); United Nations Environment Programme (UNEP).

Михаил Платонович ушел из жизни в пору нового активного этапа своей деятельности — чтение серии лекций на Международных курсах для специалистов развивающихся стран по проблеме «Закрепление подвижных песков. Улучшение и рациональное использование пастбищ». Курсы будут проводиться в августе этого года в Москве в осуществление соглашения о сотрудничестве между ГКНТ Совета Министров СССР и Программой ООН по окружающей среде (UNEP). М. П. уже составил тексты семи лекций, они будут отпечатаны на двух языках (русском и английском) и, таким образом, усилия М. П. завершатся успешно — его опыт и его знания воспримут специалисты аридных стран, которые нуждаются в улучшении условий жизни и рациональном использовании растительных ресурсов.

М. П. начал готовить новое издание монографии о борьбе с подвижными песками, где намеревался обобщить мировой опыт последних десятилетий. Работа оборвалась ... Будем надеяться, что книгу завершат ученики Михаила Платоновича. Это будет достойным ему памятником.

Л. Е. Родин, О. В. Заленский.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.1 : 581.132

Photosynthesis, 1. Photosynthetic electron transport and photophosphorylation. Ed. by A. Trebst and M. Avron. Berlin, Springer, 1977. P. 1—730. (Encyclopedia of plant physiology. New Series, v. 5, pt. 1). (**Фотосинтез, 1. Транспорт электронов при фотосинтезе и фотофосфорилирование.** Энциклопедия по физиологии растений. Нов. сер., 1977, т. 5, ч. 1)

O. A. SEMIKHATOVA. (A REVIEW)

Выход в свет первого посвященного фотосинтезу выпуска новой серии «Энциклопедия по физиологии растений» (т.5,ч.1) представляет собой важное событие для всех физиологов растений. Значение этой книги определяется прежде всего тем, что она содержит новые обзоры по основным вопросам важнейшего физиологического процесса растений — фотосинтеза. Но информативность тома больше, чем сумма входящих в него обзоров. Расположение приведенных в нем материалов, характер статей, степень детальности изложения отдельных вопросов, различие мнений отдельных авторов — все отражает современное состояние и тенденции развития как исследований фотосинтеза, так и фитофизиологии в целом.

Рецензируемая книга посвящена биофизическим и биохимическим основам усвоения световой энергии растением — сложным вопросам электронного транспорта при фотосинтезе и фотофосфорилировании. Однако благодаря особой композиции тома практически все статьи в нем доступны не только исследователям фотосинтеза, но и широкому кругу физиологов. Это большая заслуга составителей тома и его авторского коллектива. Трудным специализированным обзорам предпосланы статьи, охватывающие более широкий круг вопросов, но в менее детальном изложении, благодаря чему читатель постепенно входит в «дебри» современных идей и фактов; кроме того, отдельные обзоры имеют собственные «Введения».

Обосновав таким образом вывод о большом значении книги «Фотосинтез, 1», перейдем к разбору ее содержания и особенностей изложения.

Один из ведущих исследователей фотосинтеза Д.И.Арнон считает, что последние десятилетия могут быть причислены историками науки к «золотым годам» исследования фотосинтеза. Действительно, за время, прошедшее с момента выхода 5-го тома первой серии «Энциклопедии» (1960 г.), получено огромное количество новых сведений о всех сторонах фотосинтеза, изменился и самый взгляд на фотосинтез. Об этом пишет в Предисловии к рецензируемой книге А.Пирсон. Он подчеркивает, что в настоящее время уже нельзя рассматривать фотосинтез как изолированный процесс метаболизма и излагать работы о нем надо с учетом связи структуры и функции и взаимозависимостей разных процессов обмена. Эти положения отражены в членении данного тома: его 1-я часть (рецензируемая книга) посвящена процессам фотосинтеза, происходящим на мембранах, — транспорту электронов и фотофосфорилированию; 2-я часть будет включать вопросы метаболизма углерода в их взаимосвязи с другими сторонами метаболизма; экологические аспекты фотосинтеза будут рассматриваться в томах, посвященных экофизиологии растений. Рецензируемая книга состоит из следующих разделов: исторический

обзор, электронный транспорт, фотофосфорилирование, структура и функция хлоропласта, фотосинтез бактерий и водорослей.

Статья об истории развития исследований по фотосинтезу написана Д.И.Арноном (D.Arnon). Она охватывает период с 1951 г., в котором были опубликованы «Труды» симпозиума в Шеффилде, освещавшие всю предыдущую историю. Арнон начинает изложение от двух «горячих точек» фотосинтеза 50-х годов — дискуссии о квантовом выходе и о первом продукте фотосинтеза — и прослеживает извилистый путь представлений о метаболических возможностях изолированных хлоропластов от отрицания их способности к восстановлению углекислоты до открытия фотофосфорилирования и торжества идей об АТФ и НАДФ.Н как первых продуктах фотосинтеза. Нельзя не отметить строгость логики и простоту изложения этой статьи, а также четкость и красоту языка. Статья, по-видимому, была написана не специально для «Энциклопедии», но она оказалась очень удачным вступлением в область фотосинтеза.

Раздел, посвященный транспорту электронов, включает 19 статей. В обзоре В.Юнга (W.Junge) рассматриваются биофизические основы усвоения света: типы хлорофилла, их характеристики и функции, собственно фотохимические реакции и сопровождающие их темновые компоненты первых этапов фотосинтеза, возникновение электрохимического потенциала и перенос протона. За этим обзором следует статья о двух фотосистемах, затем разбираются новые данные о структуре и функции хлорофилла и идеи о его эволюции. Далее говорится (авторы R.Radmer и B.Kok) об эффективности превращений энергии света при фотосинтезе. В этой статье, помимо анализа данных собственно о квантовом выходе, ставится вопрос о его соотношении с потребностями роста в АТФ и НАДФ.Н. На основании расчетов энергетических затрат на рост растения выход АТФ на 1 моль выделяемого кислорода должен быть равен 5—8, что значит соотношение АТФ/2е, равное 2.5—4, в то время как в прямых определениях это соотношение на изолированных хлоропластах не превышает 2.

К проблеме двух фотосистем читателя возвращают статьи, посвященные результатам исследования флюоресценции хлорофилла, а также изучения хлоропластов методами парамагнитного резонанса и импульсной спектроскопии. Следующие обзоры этого раздела посвящены отдельным компонентам электронтранспортной цепи фотосинтеза. Большой интерес представляют статьи об ингибиторах электронного транспорта и об искусственных акцепторах и донорах электрона. Специальная статья (B.Diner и P.Joliot) посвящена выделению кислорода и функции марганца в этом до сих пор слабо выясненном процессе.

Следующий раздел книги охватывает 15 статей по различным вопросам фотофосфорилирования: транспорту протонов и ионов через мембрану, конформационным изменениям и фосфорилированию, АТФ-азе, сопрягающему фактору в хлоропластах, высокоэнергетическому состоянию мембран, обменным реакциям при фосфорилировании и др. Рассматриваются также ингибиторы фосфорилирования и разобщители. Специальная статья о данных по фотофосфорилированию in vivo написана Г. Гиммлером (H.Gimmler). Одним из ее достоинств является особая четкость оценки достоверности методических средств при изучении этого процесса. Статья принадлежит к числу тех, в которых цитируются работы и советских исследователей. Как и в предыдущем разделе книги, перечисленным статьям по частным вопросам фотофосфорилирования предпослан более общий обзор А.Ягендорфа (A.Jagendorf), в котором рассматриваются все основные аспекты этой области. Интересно отметить, что автор неоднократно подчеркивает необходимость указывать, на каких (какого класса) хлоропластах (т.е. степень их сохранности при выделении) изучено то или иное явление, и сам следует этому правилу. Этот обзор является как бы вводным, он более доступен широкому кругу физиологов, чем оригинальные статьи, в нем больше иллюстративного материала и облегчающих восприятие текста схем.

Кстати о схемах. Все авторы обзоров используют их очень осторожно; как можно понять по всему духу книги, эта осторожность объясняется нежеланием утверждать и внедрять еще не полностью установившиеся представления. Так, например, Арнон не приводит Z-схему электронтранспортной цепи, чтобы подчеркнуть гипотетичность этой схемы. Следует отметить также, что нередко авторы отдельных обзоров высказывают разные мнения по одному и тому же вопросу, в результате чего у читателя складывается суждение о степени изученности этого вопроса.

Раздел «Структура и функция» начинается с общего обзора К.Мюлеталера (K.Mühlethaler). В нем даны электронномикроскопические картины наружной и внутренней поверхности тилакоидов и их организации в гранах. Показаны ультраструктурные различия поверхностей гран и межгранных ламелл хлоропластов, а также результаты воздействий на тилакоиды антисыворотки на сопрягающий фактор. Далее следует обзор ((P.Sane), где рассматривается локализация фотосистем, а также связанных с ними ферментов — НАДФ$^+$-редуктазы и АТФ-азы — в мембранах тилакоидов. Аргументируется представление, что те области мембран хлоропласта, которые обращены к матриксу и несут ферменты фиксации CO_2, имеют только фотосистему I а также НАДФ$^+$-редуктазу и АТФ-азу, в то время как области, содержащие обе фотосистемы, лишены этих ферментов. Затем в двух статьях освещены: 1) новые данные о субхлоропластных препаратах и полученных с их помощью сведениях о топографии фотосистем и 2) организация хлорофилла in vivo и развитие структуры и функции хлоропластов. Доказано, что в последних работах, проводимых в этом направлении, не обнаружено ранее предполагаемого строгого параллелизма в развитиии структуры и функции хлоропластов: фотосинтетическое выделение кислорода и активность фотосистемы II появляются ранее, чем формируются граны.

Последний раздел книги включает три статьи о пигментных системах, электронтранспортных цепях и фотофосфорилировании у эукариотических и синезеленых водорослей и у фотосинтезирующих бактерий. Характер этих статей тот же, что всех остальных в томе: специалисты, сами работающие в данной области фотосинтеза, приводят и обсуждают новые факты, подчеркивая их значение, не скрывая имеющихся противоречий и иногда даже намечая пути их экспериментальных разрешений. Такой стиль изложения приводит к тому, что книга «Фотосинтез, 1» не только знакомит с последними достижениями науки о фотосинтезе, но и способствует ее дальнейшему развитию.

О. А. Семихатова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XI 1977.

УДК 001.8 : 581

L. Orloci. Multivariate Analysis in Vegetation Research. — The Hague, W. Junk B.V. 1975 : 1—285 (**Л.Орлоци.** Многомерный анализ в исследовании растительности, 1975)

G. S. ROZENBERG. (A REVIEW)

Многомерный анализ данных с использованием быстродействующих ЭВМ является одним из наиболее перспективных и быстро развивающихся направлений фитоценологии. Однако большая часть публикуемых работ и сводок (см., например, Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Kershaw, 1974, и др.) демонстрируют возможности этих методов на больших реальных объектах, не акцентируя технической (вычислительной) стороны дела. Монография Л.Орлоци, который хорошо известен геоботаникам,

использующим количественные методы, скорее является учебником по применению некоторых подходов многомерного анализа при изучении растительных сообществ. Изложение всех алгоритмов иллюстрируется чрезвычайно простыми числовыми моделями, которые позволяют шаг за шагом проследить все этапы вычислений. Кроме того, в Приложении приведены тексты 20 машинных программ разной сложности, написанных на алгоритмическом языке «BASIC» (заметим, что это приложение занимает более трети объема всей книги). Все это делает монографию Орлоци не только легко воспринимаемой для фитоценологов, но при необходимости описанные в ней программы анализа растительности могут быть воспроизведены математиками-программистами.

Книга состит из шести частей. Не ставя задачей давать обзор всех количественных методов анализа растительности, Орлоци ограничился рассмотрением четырех основных групп методов, связанных с показателями сходства, методами ординации, классификации и идентификации.

«Введение» (с. 1—23) посвящено обсуждению возможностей объективного изучения растительности и центральных идей многомерного анализа. Орлоци отмечает следующие положительные черты формальных методов: их объясняющую способность, требование к единообразию и репрезентативности исходных данных, возможность использования ЭВМ. Интересно проводимое автором разделение математических моделей на три класса (детерминированные, детерминированно-статистические и стохастические). Следует заметить, что в настоящее время математические модели делятся на классы не только по способу их построения, но и по целям их использования — имитационные и оценочные (Смит, 1976; Fleishman, 1976). Приводя в качестве примера стохастической модели экспоненциальную зависимость роста популяции от времени (с. 5), Орлоци допускает ошибку — такая функциональная связь свидетельствует о принадлежности этой модели к классу детерминированных.

В этой главе Орлоци подробно останавливается на свойствах наблюдаемых переменных, таких как их соизмеримость, аддитивность, учет сезонных изменений, характер распределения (здесь приводятся сведения об одномерном и многомерном нормальном, биномиальном, пуассоновском законах распределения). Наибольшее внимание уделено методу оценки значимости видов («стресс-анализ»), разработанному автором. При использованиии этого метода все виды фактически ранжируются по величине дисперсии и вычисляемые матрицы сходства описаний по $m < N$ (N — общее число видов) наиболее «информативных видов» с использованием коэффициента корреляции сравниваются с эталонной матрицей сходства, рассчитанной по всем N видам. Стресс-функция, таким образом, является примером меры диссонанса (Лефевр, 1973). Оптимальное число видов определяется по точке перегиба этой функции.

В главе «Функции сходства» (с. 24—62) Орлоци иллюстрирует способы определения таких показателей сходства и различия, как меры Евклида, Махаланобиса, коэффициенты Сокэла-Мичинера, Охаи, различные информационные показатели. В начале главы он приводит четыре основные аксиомы, которым должны удовлетворять показатели сходства, однако далее этого в построении аксиоматической теории сходства (см., например, Семкин, 1973) автор не идет. Столь большое внимание, которое Орлоци уделяет различным информационным индексам, представляется неоправданным. Во-первых, эти показатели уменьшают роль редких видов и фактически определяются присутствием доминантов. Далее, как было показано Ю.М.Свирежевым и Д.О.Логофетом (1975), информационные меры можно использовать только при независимости (или малой зависимости) признаков видов, что проявляется редко на ранних стадиях сукцессии. Дж.М.Смит (1976) вообще отрицает связь разнообразия и сложности объектов. В своем обзоре В.И.Василевич (1972) указал еще ряд недостатков этих мер.

Наиболее интересным во второй главе является сравнение различных способов преобразования исходных данных и связанных с этим изменением величин коэффициентов сходства. Трансформация осуществлялась путем нормализации исходных данных, переводом их в факторные нагрузки, полученные методом главных компонент, наклоном осей и т.д. Для каждого преобразования указывается наиболее подходящая функция сходства (например, при использовании факторных нагрузок в качестве меры сходства рекомендуется использовать обобщенную дистанцию Махаланобиса или как ее частный случай меру Евклида).

В целом эта глава, подробно работе Д.Гудола,[1] дает мало ответов на вопрос о том, когда и какой индекс можно (или нужно) использовать, и является своеобразной прелюдией к главам, посвященным ординации и классификации растительности.

В главе «Ординации» (с.63—102) Орлоци рассматривает методы непрямой многомерной ординации (Whittaker, 1973). Подробно описывается процедура метода главных компонент и висконсинской ординации. В первом случае автор не уклоняется от критики метода (в частности линейности модели). Но он не впадает и в другую крайность (ср.: Beals, 1973), а заинтересованно ищет корректный выход из этой сложной ситуации. Орлоци рассматривает процедуру Р.Шепарда и Д.Кэррола (Shepard, Carroll, 1966) как один из вариантов обхода этой трудности. Заметим, что метод главных компонент, как и любой статистический метод, имеет свою область применения, внутри которой он и корректен, и наиболее эффективен. Видимо, его целесообразно применять при выборках сравнительно узкого эколого-фитоценотического диапазона, где линейность модели вполне допустима.

Новым и очень полезным в данной главе является обзор методов взаимной ординации, когда параллельно проводится как *R*-, так и *Q R*-анализ (*RQ*-анализ). М.Хилл отмечает, что эти подходы, не исправляющие один из серьезных недостатков факторного анализа (линейность модели), по своей рациональности «сходны с градиентным анализом» (с.243).

В заключении этой главы Орлоци обсуждает причины, вызывающие искажения результатов, получаемых при использовании методов многомерного анализа. Среди них он называет применение линейных моделей к нелинейным по своей природе системам, потерю информации при проектировании *N*-мерного объекта-описания в m-мерную точку гиперпространства ($m < N$), определение любой меры сходства и др. Для уменьшения влияния этих причин Орлоци проводит классификацию ординационных техник, рекомендуя ту или иную из них в конкретной ситуации. Так, для «сильно» нелинейных систем лучшим является прямой градиентный анализ, а для снижения ошибок при проектировании описаний в пространство меньшей размерности — висконсинская ординация. Последняя при всей своей простоте и наглядности имеет и другие недостатки, поэтому данный пример Орлоци следует воспринимать как иллюстрацию; более важна намеченная им связь выбора метода с целью исследования и свойствами растительности.

Вопросам автоматической классификации растительных сообществ посвящена глава «Классификации» (с.103—144). Обзор методов классификации во многом повторяет работу Д.Гудола. Орлоци кратко рассматривает трудности автоматической классификации и соотношение ординации и классификации, которые не противопоставляются друг другу. Автор различает группирование объектов (clumping; когда растительные сообщества более или менее дискретны) и разбиение (dissections; когда система непрерывна). Естественно, что в связи с этим и методы классификации делятся на объединительные и делительные, монотетические (по одному признаку) и политетические. Подобное разделение классификационных техник становится традиционным (см., например, Василевич, 1972).

---

[1] В список литературы рецензии не включены работы, цитируемые Л. Орлоци.

Орлоци подробно рассматривает методы количественной таксономии, последнюю модификацию метода Р. Джанси (первый вариант обсуждался В. И. Василевичем, 1969, с. 172), вероятностные методы Д. Гудола, методы группирования описаний в факторном пространстве. Эти и другие методы подробно описаны Орлоци, но в отличие от методов ординации в данной главе не говорится о возможности того или иного подхода в конкретной ситуации.

Огромное число техник классификации растительности выдвигает на первый план задачу сравнения результатов, получаемых с использованием этих методов. Второй раздел этой главы и посвящен методам оценки результатов классификации. Орлоци рассматривает как простые методы (соотношение внутригрупповой и межгрупповой дисперсий), так и более сложные оценки. Интересна довольно трудоемкая процедура сравнения дендрограмм, представляющая измерение «расстояния» между ними, которое сравнивается с некоторым порогом достоверности различия.

Глава «Идентификация» (с.145—157) посвящена проблеме распознавания принадлежности описания данному классу. Орлоци, вводя в рассмотрение некоторую меру близости объектов (будь то обобщенная дистанция Махаланобиса или информационная мера), фактически проводит распознавание, используя правило близости: объект относится к тому классу, к которому он ближе в смысле введенной в рассмотрение меры. Эта глава очень конспективна и автор не затрагивает многих проблем, возникающих при решении задачи распознавания (в частности, о достаточном для достоверной идентификации количестве описаний в классе).

Краткая последняя глава («Многомерный анализ — дискуссия» (с.158—168) состоит из двух разделов. В разделе «Выбор метода» как бы подводится итог монографии. Орлоци еще раз обсуждает возможности многомерного анализа при изучении растительных сообществ, выделяя четыре категории структурных данных: система линейна и непрерывна, система нелинейна и непрерывна, система содержит дискретные линейные группы и, наконец, система, дискретна и криволинейна. В соответствии с каждой категорией структуры растительности должны использоваться разные методы многомерного анализа. Примеры методов ординации и классификации сведены в большую таблицу, в которой нашли отражение все рассмотренные Орлоци техники. Второй раздел главы представляет собой краткую библиографическую справку основных зарубежных работ в рассматриваемой области (105 названий).

Заканчивая рецензию, следует отметить своевременность выхода в свет подобной книги. В ней на современном уровне рассмотрены не только все основные методы многомерного анализа, но и присутствует элемент оптимизации (выбор наиболее подходящий для данной ситуации техники многомерного анализа), что является основной чертой развития современной фитоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

В а с и л е в и ч В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — В а с и л е в и ч В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, 1. — Г р е й г - С м и т П. (1967). Количественная экология растений. — Л е ф е в р В. А. (1973). Конфликтующие структуры. — С в и р е ж е в Ю. М., Д. О. Л о г о ф е т. (1975). Об устойчивости моделей биологических сообществ. В кн.: Имитационное моделирование и экология. М. — С е м к и н Б. И. (1973). Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств. — С м и т Дж. М. (1976). Модели в экологии. — B e a l s E. W. (1973). Ordination: mathematical elegance and ecological naiveté. J. Ecol., 61, 1. — F l e i s h m a n B. S. (1976). Philosophy of systemology. Cybernetica, 19, 4. — K e r s h a w K. A. (1974). Quantitative and dynamic plant ecology. Ed. 2. — W h i t t a k e r R. H. (1973). Direct gradient analysis: Techniques. In: Handbook of vegetation science. Part 5. Ordination and classification of vegetation.

Г. С. Розенберг.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 23 VI 1977.

Vol. LXIII № 8

August, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

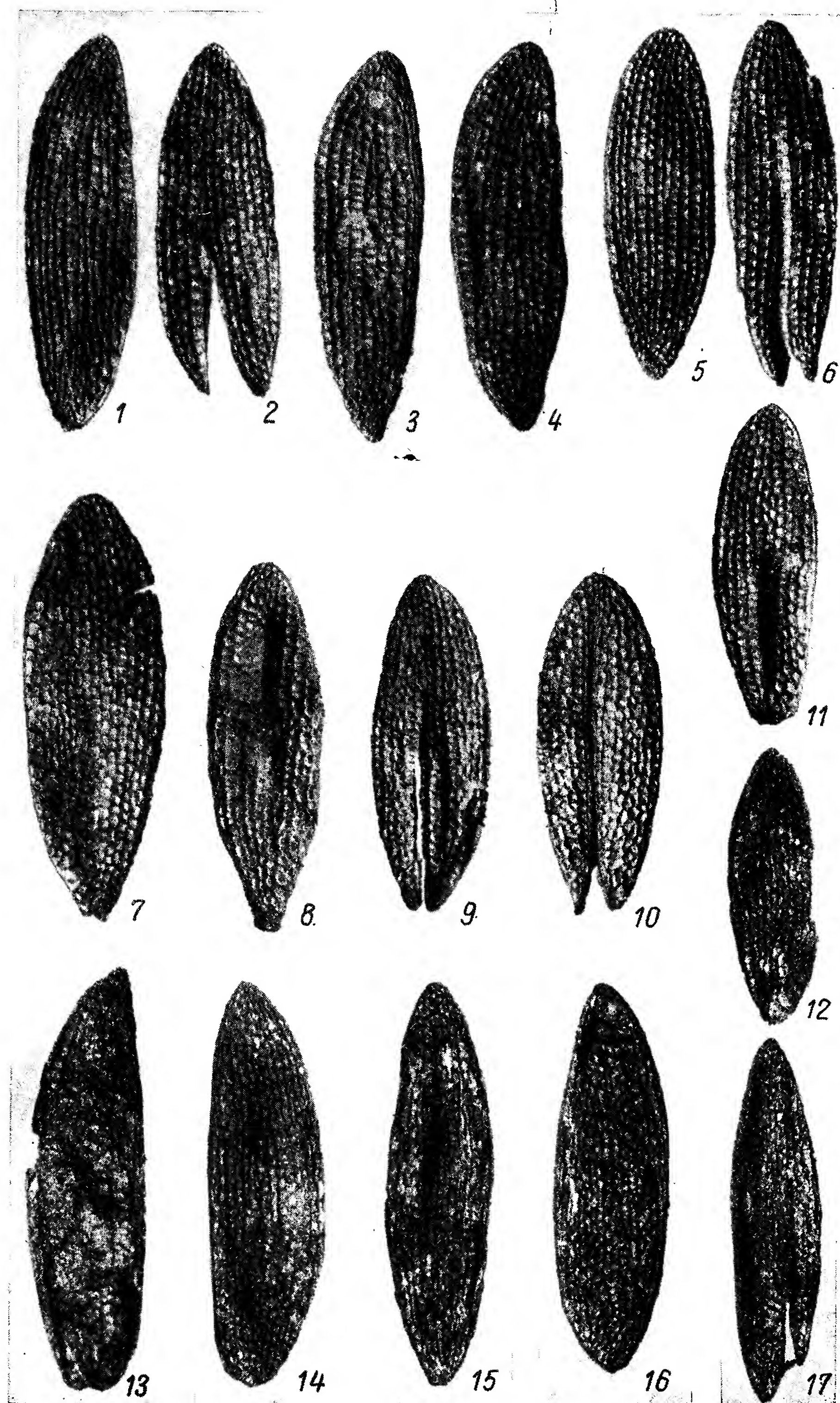


Рис. 1. Семена *Caulinia* × 24.

1—6 — *C. pliocenica* Dorof.; *7—11* — *C. irtyshensis* Dorof.; *12* — *C. maeotica* (Dorof.); Dorof. *13—17* — *C. reticulata* Dorof. *1—6* — Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен. *7—11*, *13—17* — Омская обл., Чернолучье, миоцен. *12* — Одесса, мэотис.

К стр. 1095



Рис. 3. Семена *Caulinia*, × 24.

1—7 — *C. rossica* Dorof., Липецкая обл., Волово, скв. 209, гл. 37—39, плиоцен; *8—12* — *C. bashkirica* Dorof., Башкирия, Урман, скв. 53, гл. 92—97, 3, плиоцен.

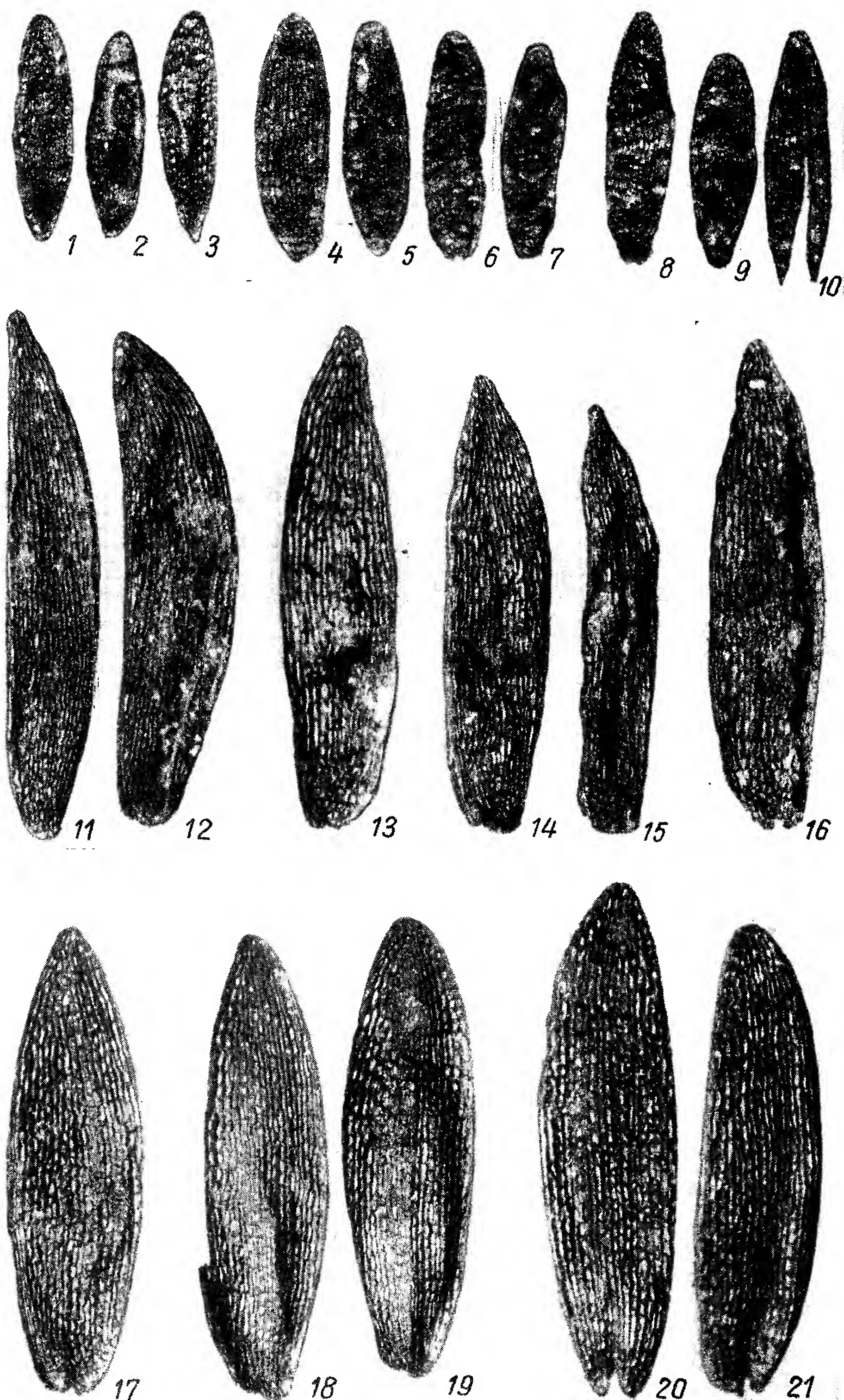


Рис. 5. Семена *Caulinia*, × 24.

1—10 — *C. sukaczevii* Dorof., Ростовская обл., Матапов Сад, плиоцен; *11—16* — *C. lanceolataeformis* Dorof., Башкирия, Урман, скв. 53, гл. 92—97,3, плиоцен; *17—21* — *C. scrobiculata* Dorof., Гомельская обл., Холмеч, плиоцен.

К стр. 1097



Рис. 6. Семена *Caulinia*, × 24.

1—3 — *C. lanceolata* (C. et E. Reid) Dorof., Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен; *4—11* — *C. palaeotenuissima* Dorof.; *4—6* — Гомельская обл., Холмеч, плиоцен; *7—11* — Башкирия, Старо-Барятино, скв. 4, гл. 12, 6—13, 6, плиоцен; *12—15* — *C. aspera* (C. et E. Reid) Dorof., Липецкая обл., Волово, скв. 209, гл. 37—39, плиоцен.



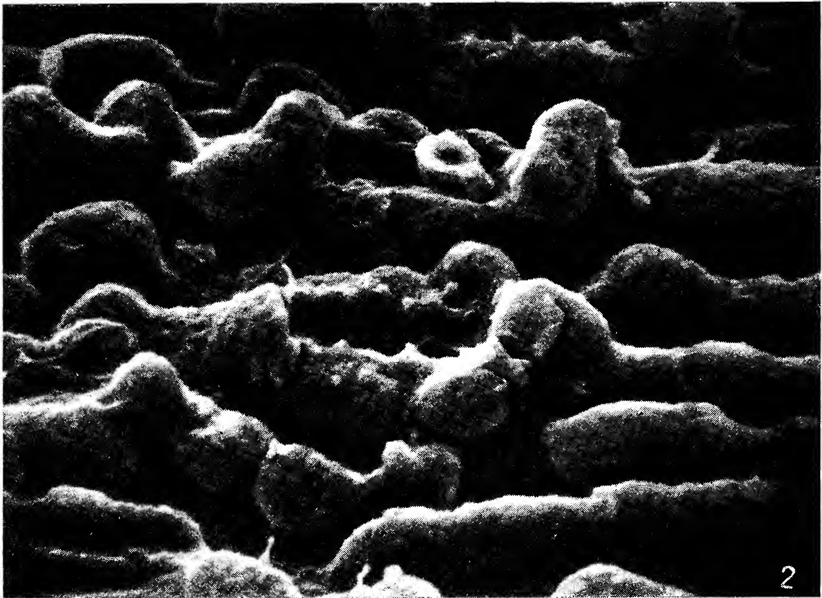


Рис. 1.

1 — *Taxodium distichum* (L.) Rich. — нижняя поверхность листа, обработанного (30 мин.) плавиковой кислотой и затем промытого водой. Виден вход в надустьичную ямку, окаймленный в виде кольца выростами верхних горизонтальных стенок побочных клеток; увел. 500; *2* — *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng — нижняя поверхность листа, промытая дистиллированной водой. Виден вход в надустьичную ямку, окаймленный выростами верхних горизонтальных стенок побочных клеток в виде сосочков и валиков; увел. 1000.

К стр. 1170

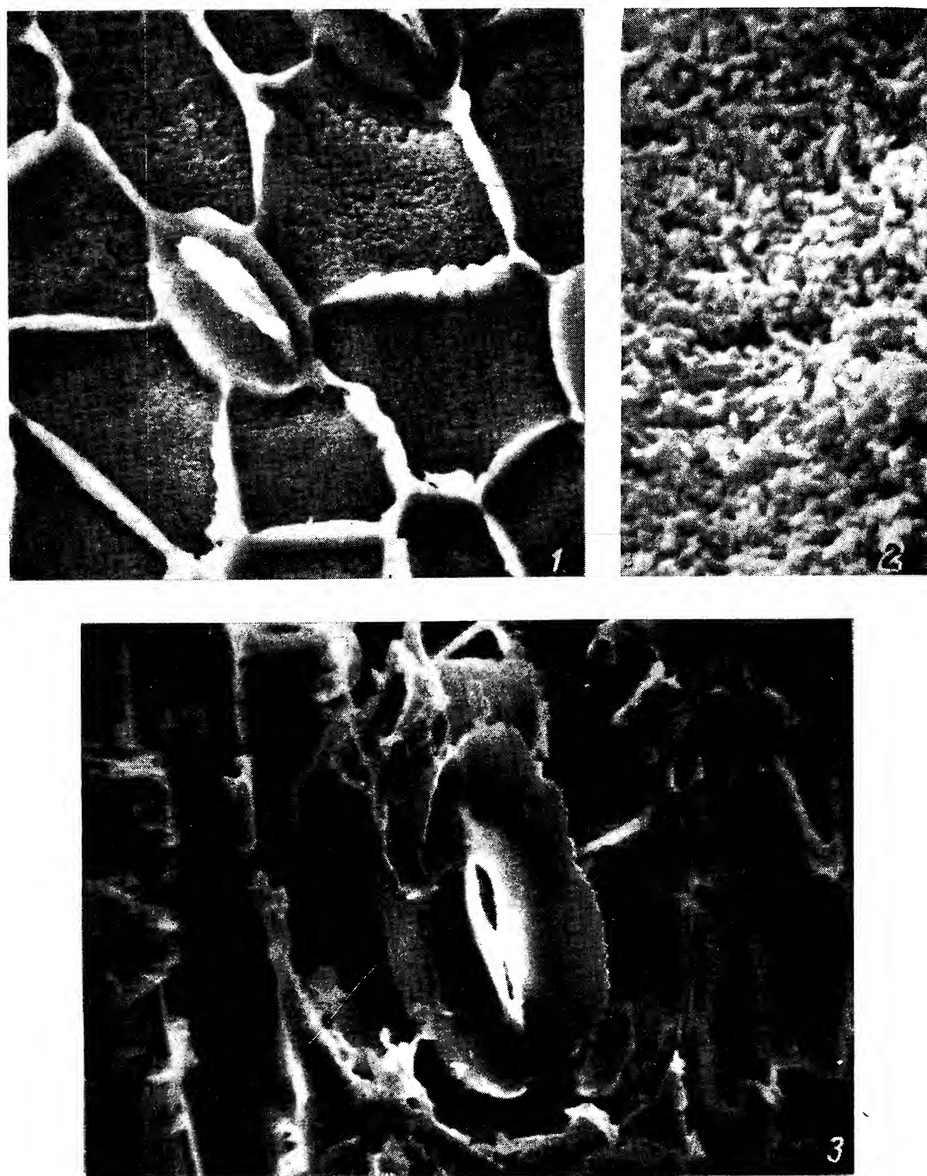


Рис. 2. *Athrotaxis selaginoides* Don. — внутренняя поверхность кутикулы листа, отмацерированного в 30% растворе CrO_3 при +20° С в течение 18 час (*1* — устьичный аппарат увел. 1000; *2* — кутикула, увел. 4000); и *3* — *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh. — устьичный аппарат (вид изнутри) не полностью отмацерированного листа в 30% растворе CrO_3 при +20° С в течение 18 час, увел. 1000.

К стр. 1170

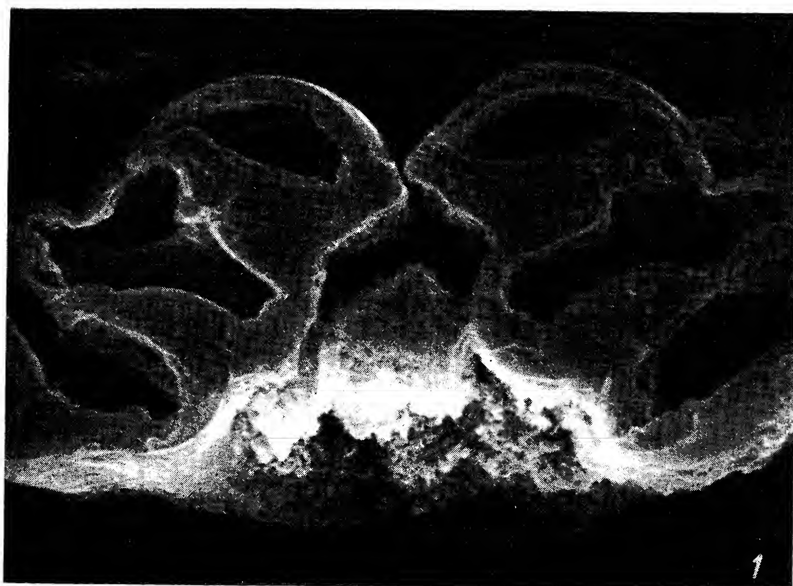




Рис. 3. *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh.

1 — поперечный срез листа (видно строение устьичного аппарата), увел. 1700; *2* — устьичный аппарат с внутренней поверхности листа, отмацерированного в 30% растворе CrO_3 при +20° С в течение 3 суток.

К стр. 1170





Рис. 4. *Taiwania cryptomerioides* Hayata.

1 — поперечный срез листа (видно строение устьичного аппарата), увел. 2000; *2* — устьичный аппарат с внутренней поверхности листа, отмацерированного в 30% растворе CrO_3 при +20° С в течение 10 час.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 50 к.

Индекс
70056